adansonia

16/1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY
Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 16

FASCICULE 1

1976

DATE DE PUBLICATION : 15 Juillet 1976

ISSN 0001-804 X

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue Buffon, 75005 Paris

Source : MNHN, Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

A. Aubréville : Membre de l'Institut, Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.
E. Boureau : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. Demaret : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
P. Jaeger : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. Leandri : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J.-F. Leroy : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Letouzey : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. Miège : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. Schnell : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M.-L. Tardieu-Blot : Directeur de Laboratoire à l'E.P.H.E.
J. Trochain : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. Van Campo : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédaction : A. Le Thomas et J. Jérémie.

Gérant-éditeur : J. Raynal.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être y mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en *caractères gras* et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptées.

Les auteurs reçoivent gratuitement cinquante tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA
16, rue Buffon, 75005 Paris — Tél. : 331.30.35

Prix de l'abonnement 1976 : France et Outre-Mer : 130 F
Étranger : 140 F

C.C.P. : Association de Botanique Tropicale
La Source 33075.20 W

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **16** (1), 1976.

SOMMAIRE

LEROY J.-F. — Essais de taxonomie syncrétique. Sur une xérophyte remarquable du Plateau Mahafaly (Madagascar) : *Jovetia humilis* Guédès (Rubiacées-Ixorées) 5

GOVINDARAJALU E. — The systematic anatomy of South Indian *Cyperaceæ : Scirpus* L. *s. lat.* 13

FLORET J.-J. — A propos de *Comiphyton gabonense* (*Rhizophoraceæ-Macarisieæ*) 39

BOITEAU P., ALLORGE L. & SÉVENET T. — Révision des *Rauvolfia* de Nouvelle-Calédonie. 51

VEILLON J.-M. — Note relative à l'architecture des *Rauvolfia* néo-calédoniens 61

BONNEFILLE R. & LETOUZEY R. — Fruits fossiles d'*Antrocaryon* dans la vallée de l'Omo (Éthiopie) 65

LOBREAU-CALLEN D. — Ultrastructure de l'exine de quelques pollens de Célastrales et des groupes voisins 83

OESCOINGS B. — Pour une conception structurale et ouverte des classifications phytogéographiques 93

JEUNE B. — Expérimentation microchirurgicale sur la feuille de *Myriophyllum brasiliense* Camb 107

RAYNAL J. — Notes cypérologiques : 26. Le genre *Schœnoplectus*. II. L'amphicarpie et la sect. *Supini*. 119

VILLIERS J.-F. — Une nouvelle espèce du genre *Julbernardia* Pellegr. (Césalpiniacées) en Afrique occidentale 157

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 5-12, 1976.

ESSAIS DE TAXONOMIE SYNCRÉTIQUE SUR UNE XÉROPHYTE REMARQUABLE DU PLATEAU MAHAFALY (MADAGASCAR) : *JOVETIA HUMILIS* GUÉDÈS (RUBIACÉES-IXORÉES)

par Jean-François LEROY

Découverte en 1910, par PERRIER DE LA BÂTHIE, dans le fourré calciphile du Sud-Ouest de Madagascar, la plante en cause est un arbrisseau ou un sous-arbrisseau microphylle, à rameaux dimorphes, parfois prostré, dont les adaptations aux rigueurs du milieu xérique et du vent sont « spectaculaires ». On en connaît à ce jour trois stations, toutes sur les calcaires éocènes du Plateau Mahafaly : colline de la Table à l'est de Tuléar, endroit non précisé du Plateau Mahafaly, environs du Cap Sainte-Marie dans l'extrême Sud.

Pour A.-M. HOMOLLE, qui en fit la première analyse, à une époque où régnait une conception large de la notion de genre, cette plante était un *Randia*, et elle la nomma *R. mahafalensis*, ce qu'atteste une détermination manuscrite portée sur l'herbier de PERRIER DE LA BÂTHIE. Par la suite, la collection s'accrut (elle est aujourd'hui de 6 numéros) mais ne fut l'objet que d'examens rapides et l'on nota, en passant, sur les herbiers, qu'il pouvait s'agir d'un *Polysphæria* (CAPURON, CAVACO) ou d'un *Ixora*. C'est, je suppose, la plante ici en cause qui est donnée comme *Gardenia* dans le livre de KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT (3). Les premières observations montraient donc nettement qu'on devait se trouver devant une Ixorée ou une Gardéniée plutôt singulière.

Il appartenait à Michel GUÉDÈS, qui, sur ma demande, avait bien voulu se charger de l'étude des *Ixora* malgaches, de procéder à une analyse méthodique de cette Ixorée, ce qui devait l'amener à proposer la création du très intéressant genre *Jovetia* (**1**, **2**).

D'après GUÉDÈS, le *Jovetia* se définit ainsi : fleurs à corolle tordue à gauche, axillaires, solitaires, portées par les rameaux courts, dans les aisselles d'une paire de feuilles subterminales; deux bractéoles réunies en un calycule en coupe entourant la base de l'ovaire; style divisé en 2 stigmates exserts se séparant tardivement; ovaire 2-loculaire, à loges 1-ovulées, chaque ovule étant attaché à un placenta apical, à micropyle infère, est donc à peine anatrope; le fruit est une baie à 2 graines.

La diagnose du genre ne fait pas état de certains caractères de la

Source : MNHN, Paris

graine (tégument, albumen, embryon), mais l'un d'eux cependant est noté dans une diagnose spécifique (*albumen ruminatum*).

Ce genre se composerait de deux espèces : *Jovetia humilis* Guédès, à corolle jaune orangé, le type du genre, et *J. erecta* Guédès, à port érigé et corolle blanche. Selon GUÉDÈS, le *Jovetia* serait protandre (les anthères sont ouvertes et vides au moment de l'anthèse).

TAXONOMIE — Pl. 1.

D'après les analyses ci-dessus rapportées, il n'est pas évident que le *Jovetia* ne soit pas très proche du genre *Ixora*, car on connaît quelques *Ixora* à inflorescences axillaires, et de façon générale, les Ixorées offrent plusieurs cas de genres où les espèces se répartissent en deux groupes selon qu'elles ont des inflorescences terminales ou des inflorescences axillaires (*Coffea*, *Enterospermum*, etc.).

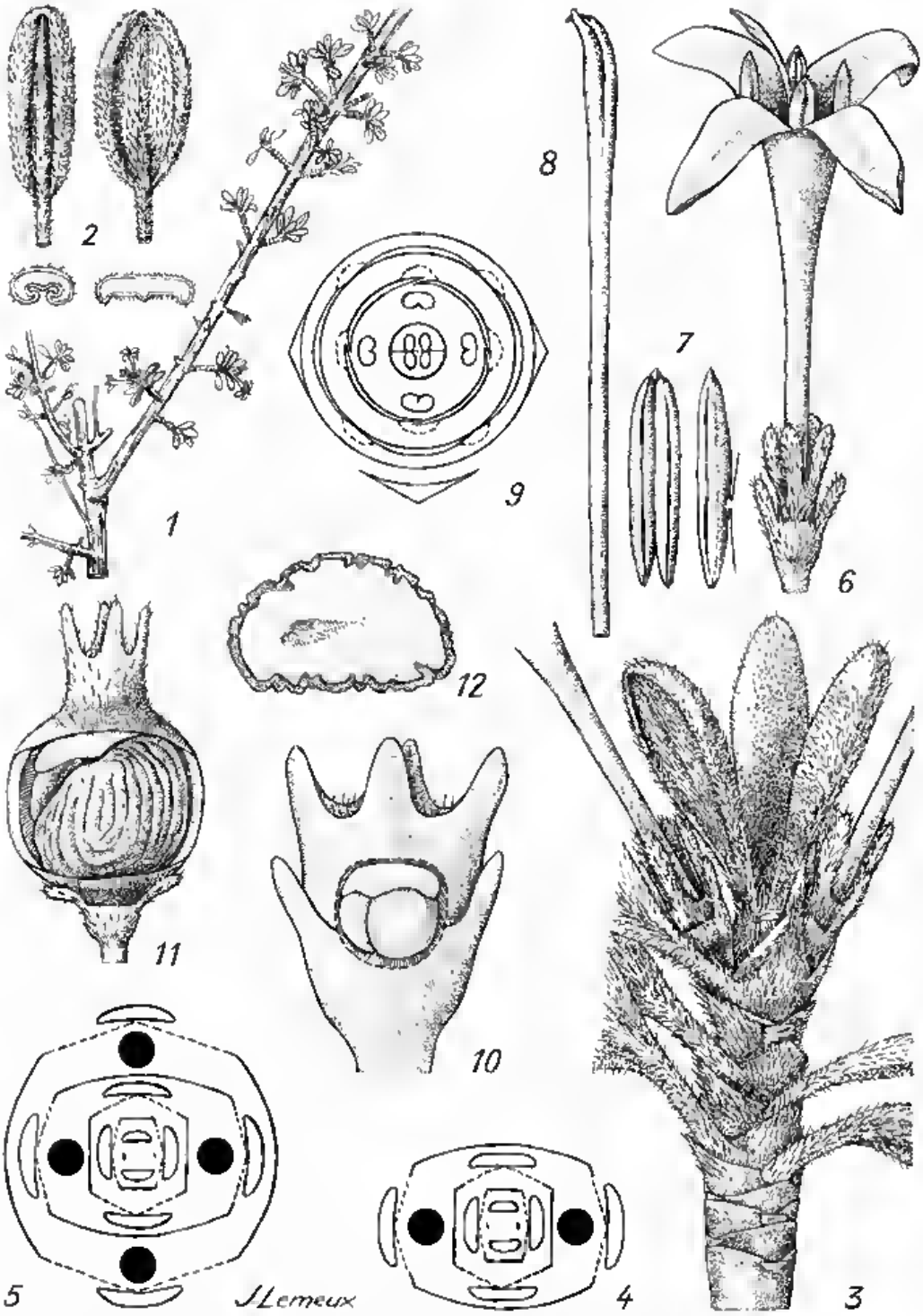
Ayant, il y a plusieurs années, contesté les fondements du genre tels qu'ils viennent d'être rapportés, et aussi l'existence de deux espèces, je suis amené à préciser aujourd'hui par écrit mon jugement. L'ovaire du *Jovetia*, d'après mes analyses du matériel même étudié par GUÉDÈS (*22556-SF* et *Humbert & Capuron 29261*) et d'autre matériel (*Humbert & Capuron 29219*, *Perrier 4396*), n'est pas à loges 1-ovulées, mais 1-2-ovulées. Or, le nombre d'ovules est un caractère essentiel chez les Rubiacées, et l'on sait que K. SCHUMANN (1897), bien exagérément d'ailleurs, lui subordonnait tous les autres caractères (5).

D'après la diagnose, l'embryon serait à peine anatrope (comme chez les *Ixora*), l'ovule étant attaché apicalement et à micropyle infère. De mon côté, dans les quatre dissections faites, j'ai observé l'attache apicale de l'ovule et l'existence d'un bel arille (ou placenta arilloïde) vu aussi par GUÉDÈS, mais un micropyle supère. De plus, l'albumen est abondant mais ne peut être qualifié de ruminé. C'est un albumen entier, à peine ruminé. Le style porte deux longs sillons longitudinaux dans le plan interstigmatique et se termine par 2 stigmates tordus collés l'un contre l'autre par leur surface interne papilleuse, sauf à l'extrémité où s'observent deux pointes. La graine est arillée. L'embryon est très petit, droit, à radicule supère, longue, à cotylédons plans. Après avortement de 1-3 ovules, le fruit est à (1)-2 graines bien développées, mais avec en sus 1-3 graines avortées.

Donc ovaire 2-loculaire à loges 1-2-ovulées, à micropyle supère, le *Jovetia* n'est pas du tout un *Ixora* à fleurs axillaires, ni un genre très proche du *Psilanthus*, mais il devrait plutôt se situer auprès du *Tricalysia*, ou peut-être du *Polysphæria*. Le tégument de la graine côtelé, alvéolé mais non fibrilleux, l'albumen non franchement ruminé, entre autres caractères, excluent cependant d'assimiler, l'un à l'autre, *Jovetia* et *Polysphæria*.

Le *Jovetia* est une Ixorée relativement évoluée mais taxonomiquement isolée et dont la phylogenèse ne peut encore être démêlée. D'après VERDCOURT (6) il n'y a pas d'Ixorée présentant la combinaison : loges 2-ovulées, icropyle supère; dans la sous-tribu des Cremasporinées, les ovules seraient

Source : MNHN, Paris



Pl. I. — **Jovetia humilis** Guédès : **1**, rameau × 2/3 ; **2**, feuille, en période humide à droite, en période de sécheresse à gauche × 4; **3**, rameau court portant 2 fleurs × 8; **4**, diagramme d'une extrémité de rameau à 2 fleurs, d'après Guédès, modifié (aires circulaires en noir : fleurs); **5**, idem, mais rameau à 4 fleurs; **6**, fleur avec le calycule × 8; **7**, **8**, anthères et style × 14; **9**, diagramme d'une inflorescence, fl. à loges 2-ovulées (l'orientation des carpelles est variable et les loges peuvent être 1-ovulées); **10**, fenêtre ouverte dans une loge ovarienne montrant attachés au placenta (arille) apical 2 ovules de tailles inégales × 14; **11**, fruit ouvert avec 1 graine développée et 1 graine avortée sous le placenta (arille) × 8; **12**, graine en coupe, remplie d'albumen à peine ruminé × 12 (1-9, *Humbert29261*; 10, *22556 SF*; 11, *Perrier 4396*; 12, *20174 SF*).

Source : MNHN, Paris

à micropyle supère, mais solitaires : le *Jovetia* pourrait donc être le type d'une sous-tribu nouvelle.

Les deux espèces reconnues sont à mon sens des variations (non héréditaires) d'une seule espèce, mais il y a cependant une forme prostrée sur les rocailles calcaires du Cap Sainte-Marie où le vent, comme à Orangea, près de Diégo[1], est un facteur important des conditions de vie, une autre érigée (Cap Sainte-Marie, Plateau Mahafaly, la Table près de Tuléar)[2].

Je propose le statut suivant :

Jovetia humilis Guédès

— *Jovetia erecta* Guédès, Phyton **17** (1-2) : 131-135 (1975).

Type : *Humbert & Capuron 29261*, Cap Sainte-Marie et abords immédiats, Madagascar, fl. mars 1955 (holo-, P).

Autre matériel : Madagascar (Sud-Ouest) : *Humbert & Capuron 29219 p.p.*, Cap Sainte-Marie et abords immédiats, fl. mars 1955; *Perrier 4396*, Plateau Mahafaly, fr. mûrs juin 1910; *Capuron 20174-SF*, Plateau de la Table, près Tuléar, fl. mars 1961.

On peut prendre le risque de distinguer une forme à feuilles glabres :

Jovetia humilis Guédès var. **glabra** Leroy, *var. nov.*

A typo speciei differt foliis glabris, habitu prostrato.

Type : *Capuron 22556 SF*, Cap Sainte-Marie et abords immédiats, fl. et fr. janv. 1963 (holo-, P).

Autre matériel : *Capuron 28551 SF*, *eod. loc.*, fr. déc. 1968; *Humbert & Capuron 29219 p.p.*, *eod. loc.*

La mise en évidence de la variété *glabra* amène à poser un problème biologique intéressant, relevant de la spéciation sympatrique : la sélection se fait ici sur la base de l'intervention d'un facteur écologique bien spécial. On note dans les collections une gamme de variations relatives à toutes les parties de la plante (feuilles minuscules, fleurs anormales, etc.) et supérieure à la norme trouvée dans la variété *humilis*, comme si la variété *glabra* était en état d' « affolement » et donnait prise à un accroissement de variabilité. Quoi qu'il en soit la réplique (port prostré) à la sévérité du milieu

1. Où il existe d'ailleurs un *Rothmannia* microphylle à rameaux dimorphes assez étrange et rappelant le *Jovetia*.

2. Parmi les *Rubiaceæ* microphylles semblant endémiques du Plateau Mahafaly et de ses abords, il y a au moins 6 espèces de *Canthium* (= *Pyrostria*), *Vanguerieæ*, dont une seulement, encore inédite, récoltée au Cap Sainte-Marie et aux environs de Tuléar, est à feuillage persistant et offre le même système d'adaptation végétatif que le *Jovetia*. Les autres, à feuillage caduc, se sont adaptées de façon comparable, mais cependant assez différente. Toutes semblent calcifiles et plusieurs vivent en sympatrie, mais seulement l'une d'elles (*Canthium sarodranense* (Cavaco) Leroy **comb. nov.** = *Pyrostria sarodranensis* Cavaco, Adansonia **11** (2) : 396, 1971), remarquable par ses grosses drupes velues à 6-8 noyaux, a été décrite. Il serait d'un extrême intérêt de prendre pour sujet d'étude la physiologie écologique comparative de ces *Canthium* du Plateau Mahafaly, et aussi de tenter la recherche des lignées dont ils sont l'aboutissement.

Source : MNHN, Paris

a été trouvée, et il y aurait lieu de définir[1] les modes de reproduction, de contrôler l'hérédité des caractères, d'approfondir l'étude des rapports avec le milieu dans toute l'aire occupée par le *Jovetia*.

ÉCOLOGIE ET MORPHOLOGIE — Pl. 1.

Le développement du *J. humilis* est entièrement *monopodial*, mais soumis à un mécanisme hormonal adaptatif entraînant le dimorphisme des rameaux : rameaux longs (auxiblastes) où les entrenœuds sont de l'ordre de 0,5-1,5 cm; rameaux courts latéraux sans allongement internodal (jusqu'à 2 cm) (brachyblastes). Le rameau long, responsable de l'extension en longueur, peut d'ailleurs se transformer en rameau court et devenir fertile. Inversement, le rameau court peut se changer en rameau long. Le rameau court est, par définition, le rameau fertile[2] ; il est constitué en un premier temps de nœuds jointifs consistant chacun en une paire de feuilles dont les *bases pétiolaires* sont reliées par une lame stipulaire triangulaire-acuminée, persistante. Les feuilles sont *persistantes*, et la plante porte toujours un feuillage, mais le renouvellement des feuilles anciennes se fait assez rapidement : elles se détachent selon une couche d'abscission bien nette et la partie ancienne du rameau court se présente comme un emboîtement de cupules persistantes faites de bases pétiolaires soudées par leurs stipules. C'est là sans doute un puissant manchon protecteur utilisable contre la dessiccation et les attaques diverses, dans un milieu particulièrement dur où il ne tombe qu'à peine 500 mm de pluie par an (341 mm à Tuléar et Itampolo). Beaucoup d'espèces du Sud utilisent le même procédé et offrent un aspect comparable de plantes à rameaux courts garnis d'un bouquet de feuilles réduites vers le sommet de ceux-ci. Les rameaux longs en pleine activité se développent en s'allongeant et en se ramifiant simultanément à chaque aisselle ; d'où la présence de petits bouquets de feuilles « pédiculés » latéraux sur toute la longueur des rameaux; ainsi, dans chaque aisselle, un seul bourgeon échapperait dans un premier temps à toute dormance. Mais les rameaux longs anciens peuvent porter 3-4 rameaux courts d'âges différents dans une même aisselle, certains âgés de plusieurs années, d'autres à l'état naissant, et les rameaux courts peuvent eux-mêmes se ramifier abondamment. Chaque aisselle semble potentiellement polyblastique, et le déclenchement du développement peut porter sur les aisselles du vieux bois qui, ainsi, reprennent vie. En fait, les potentialités de développement sont conservées à l'abri du manchon protecteur des bases pétiolaires ; c'est un mécanisme physiologique accroissant la capacité de survie.

Il est d'ailleurs intéressant sous l'angle de la *taxonomie syncrétique* de relier entre eux sous une même loi d'organogenèse : l'élément du manchon (bases pétiolaires reliées par leurs stipules) constituant une sorte

1. C'est une exigence de la *taxonomie syncrétique*, déjà définie (4), et qui sera précisée dans une prochaine note.
2. Parfois le rameau fertile présente des entrenœuds ayant subi une certaine élongation.

Source : MNHN, Paris

de cupule persistante, indépendante des feuilles et la structure homologue qu'est le calycule de l'inflorescence, ayant lui aussi un rôle de protection (dans le bouton floral); le calice lui-même, enveloppant entièrement l'ovaire auquel il adhère, constitué de deux cycles télescopés, est l'homologue de deux calycules formés simultanément par accélération ontogénétique (souvent les sépales sont reliés par de petits lobes stipulaires, lesquels ont été bien vus par GUÉDÈS). Les pétales eux-mêmes portent la marque de leur même origine : ils sont une cupule à 4 lobes, mais très caduque (nouvelle adaptation)[1].

La feuille du *Jovetia humilis*, xérophyte microphylle, est aussi typique des adaptations du Sud. Le limbe est coriace, très réduit (3-10 × 1-2 mm), et porte une épaisse cuticule ventrale; seule la nervure médiane est apparente dessous (côté abaxial), le limbe a des marges épaisses et révolutées, il est oblong. En période de grande dessiccation il s'enroule longitudinalement vers l'intérieur : ainsi l'épiderme dorsal stomatique se trouve mis à l'abri : ingénieux mécanisme, extrêmement souple et peut-être d'une très grande efficacité pour le développement et la survie de la plante.

La taxonomie syncrétique poussant à déceler les fonctions, je suis amené à lier entre eux tous les caractères végétatifs et à dégager, dans son unité, l'existence d'un *système cohérent d'adaptation*. L'adaptation xérophile a porté sur l'organisation végétative dans son ensemble, laquelle comprend trois parties : la feuille d'une part, assimilatrice et *relativement* persistante; la partie longuement persistante de la feuille — cupule des bases foliaires et stipules soudées ou gaine nodale — d'autre part, non assimilatrice, mais protectrice; enfin l'axe du rameau court aux entrenœuds sub-nuls. Un degré de plus dans l'adaptation et c'est la forme prostrée et la conquête des milieux les plus durs.

La canalisation imposée par le milieu a été très forte dans le Sud de Madagascar et de nombreuses espèces se sont engagées dans les mêmes voies d'adaptation. Il y aurait lieu de faire une analyse méthodique de cette canalisation en fonction des différences taxonomiques (différences notées précédemment dans le cas des *Canthium*).

On peut déjà, en rapport avec ces faits, énoncer deux hypothèses :

1. — étant donné que l'organisation des bases foliaires (gaines nodales) telle que nous l'avons décrite se retrouve chez de nombreuses Rubiacées de la forêt dense ombrophile, on est tenté d'admettre qu'elle est un système assez général de protection. Protection contre les prédateurs en forêt ombrophile, contre la dessiccation en milieu xérique, contre le froid en altitude et dans les pays extra-tropicaux. La découverte par la plante du rameau court — manchon persistant de bases foliaires — est une étape de l'adaptation, en milieu sec ou froid, qui permet un renforcement de protection et une économie des dépenses énergétiques. La plante a la faculté

1. Ces vues conduisent à se demander s'il n'y a pas un certain rapport entre la gamopétalie des *Rubiaceæ* et l'existence de stipules, soudées directement ou par l'intermédiaire des bases pétiolaires (gaines nodales).

Source : MNHN, Paris

de rester contractée et de se déployer (rameaux longs) aux moments favorables.

2. — le feuillage persistant peut être un avantage — exploitation photosynthétique optimale — par rapport au feuillage caduc, en milieu xérique, quand l'évapo-transpiration est faible et élevés le niveau d'humidité de l'atmosphère et celui de la luminosité — cas du Sud de Madagascar.

Il semble, d'après les notations des récolteurs, que le *J. humilis* fleurisse entre décembre et mars, c'est-à-dire en saison des pluies; les fruits mûriraient en quelques mois (avant le mois de juillet). Mais dans la variété *glabra* les fruits sont mûrs vers décembre-janvier : il ne faut pas écarter la possibilité d'une deuxième floraison en saison sèche, il y aurait alors production de deux pousses successives par an et le feuillage se renouvellerait entièrement au cours de l'année.

Notons que le rameau fertile ne porte pas nécessairement qu'une ou deux inflorescences, mais que certains en portent trois ou quatre.

Le rameau long, à longs entrenœuds, est moins bien protégé, et le développement en doit prendre place aux moments les plus favorables; il est souvent arrêté par mort accidentelle des méristèmes. Dans la forme prostrée adaptée au vent, la plante est noueuse et tortueuse : elle forme du bois qui grossit plus qu'il ne s'allonge et qui n'est qu'un support à la surface duquel les bourgeons éclosent pour donner les pousses courtes à feuilles et fleurs.

Le *Jovetia humilis*, sous la forme prostrée, est un chaméphyte typique du « fourré arbustif bas » à *Alluaudia comosa* défini par KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT (3). Comme le soulignent ces auteurs (p. 260), « la végétation du Cap Sainte-Marie, soumise en permanence à l'action des vents violents, est constituée de plantes ligneuses rampantes, plaquées au sol, ne dépassant pas quelques décimètres de haut : il s'agit cependant d'espèces que l'on retrouvera dans le fourré, plus à l'intérieur, sous forme de petits arbres de quelques mètres de haut ».

En résumé, le *J. humilis* est une plante ligneuse assez rabougrie caractéristique des fourrés xérophiles du Sud-Ouest (plus précisément, peut-être, du Domaine du Sud dans le sens restreint défini par KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT) auxquels elle est remarquablement adaptée par ses mécanismes de développement : dimorphisme caulinaire, microphyllie et structure de la feuille (protection du limbe, gaine nodale), prostration du port.

BIBLIOGRAPHIE

1. GUÉDÈS, M. — *Jovetia* Guéd., a new genus in the *Rubiaceæ-Ixoreæ*, Phyton **17** (1-2) : 131-135 (1975).
2. — Intrusive hair sclereid in *Jovetia* (*Rubiaceæ*), J. Linn. Soc., Bot. **71** : 141-144 (1975).
3. KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, Ph. — Flore et végétation de Madagascar, Cramer (1974).
4. LEROY, J.-F. — Espèces et spéciation. Remarques à propos du *Schizolæna*, Boissiera **24** : 339-344 (1975).

Source : MNHN, Paris

5. SCHUMANN, K. — *Rubiaceæ*, *in* A. ENGLER & K. PRANTL, Die naturl. Pflanzenfamilien, IV Teil, Abt. 4 : 1-156 (1897).
6. VERDCOURT, B. — Remarks on the Classification of the *Rubiaceæ*, Bull. Jard. Bot. État **28** : 209-290 (1958).

Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.
Laboratoire associé, n° 218, du C.N R.S.
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 13-38, 1976.

THE SYSTEMATIC ANATOMY OF SOUTH INDIAN *CYPERACEÆ* : *SCIRPUS* L. *S. LAT.*

by E. GOVINDARAJALU

SUMMARY: Thirteen species of *Scirpus s. lato* have been investigated organwise. All of them show certain number of common characters in addition to features which are characteristic of each species. All these taxa may be segregated into two primary groups based upon 2- or 1-layered condition of bundle sheaths in the culms. Further distinction among these two groups of species may be effected in the light of presence or absence of fibrous bundles in the partition of air-cavities, transectional outlines of the culms, cell types in the air-cavities, sclerenchyma types and the number of silica-bodies in the epidermal cells which are all derived from the anatomical structure of the culms. Key is given by making use of the said anatomical characters.

INTRODUCTION

The anatomical information that is now available on the genus *Scirpus* pertains to about 63 species in all out of a total of *c.* 120 species. As it is this particular situation seems to be neither adequate for the proper understanding and elucidation of certain taxonomic problems involved in this taxon nor the available accounts lend themselves for unequivocal comparison for want of uniform treatment by the early workers since the taxa had all been studied from altogether different standpoints except 15 species recently dealt with by METCALFE (1971). Out of 13 South Indian species, SABNIS (1921) had studied the anatomy of sheath and culm of *S. maritimus;* MULLAN (1945) the complete vegetative anatomy of *S. grossus;* D'ALMEIDA & RAMASWAMY (1948) the anatomy of vegetative organs and the inflorescence axis of *S. maritimus, S. grossus* and *S. litoralis* from the ecological standpoint and MEHRA & SHARMA (1965) from the standpoint of distribution of silica-bodies. Furthermore as pointed out by the present author (GOVINDARAJALU, 1974) that in all the early works sufficient emphasis has not been laid on those anatomical characters that are now found to be useful and important in taxonomic considerations. It may be mentioned that METCALFE (1971) has contributed anatomical information on 2 South Indian species (*S. fluitans, S. maritimus*) which seems to be the only dependable and useful account from the above

Source : MNHN, Paris

mentioned points of view. However a few discrepancies with respect to these two species have come to light between his observations (METCALFE, 1971) and those of mine thereby warranting the necessity of including them in this work. As it is no information of any kind is available for *S. articulatus*, *S. brachyceras*, *S. jacobi* and *S. subcapitatus* and as far as the rest of the South Indian species are concerned it seems to be either scanty or incoherent and incomplete. For other kinds of miscellaneous information such as embryology, developmental anatomy, etc., see METCALFE (1971). Out of 13 species covered in this work 2 species (*S. validus* and *S. roylei*) not represented in South Indian flora have been included.

MATERIAL AND METHODS

All the materials used in the present investigation are from the collections available in the Herbarium of the Presidency College, Madras and cited as PCM. In addition to this, fresh materials wherever available for certain species were fixed in the field. The full citation of specimens is given at the end of the description of each species. For the sake of avoiding repetition in the citation of specimens, the first two letters of the collector's name are given (e.g. *Go.* = *Govindarajalu*).

Methods which have been followed earlier (GOVINDARAJALU, 1966; 1968 a, b; 1969) are adopted here also. The characterization of the type of vascular bundles and metaphloem is after CHEADLE & UHL (1948 a, b). The common characters that have been already reported for the genus by METCALFE (1971) are indicated here as (MET.). Most of the descriptive terms used in this work are those that have been proposed by METCALFE & GREGORY (1964).

CHARACTERS COMMON TO THE SPECIES EXAMINED

1. Stomata paracytic in sheaths, culms and leaves; subsidiary cells parallel-sided in all; low dome-shaped in culms of *S. brachyceras*.
2. Intercostal cells in sheaths and culms with straight end walls.
3. Interstomatal cells in sheaths (except *S. subcapitatus*) and culms with concave end walls.
4. Bulliform cells absent in sheaths.
5. Air-cavities in sheaths and leaves containing stellate parenchyma (Pl. 4, *3*, *10*, *14*) except *S. jacobi* (Pl. 4, *9*) and *S. litoralis* (Pl. 4, *8*) in which lobed cells present.
6. Bundle sheaths in sheaths double, complete; O.S. parenchymatous, I.S. fibrous except *S. maritimus*, *S. roylei;* bundle sheaths in culms 2-layered, O.S. parenchymatous, I.S. fibrous (MET.) but single-layered in *S. brachyceras*, *S. grossus*, *S. validus*, *S. subcapitatus* and *S. litoralis* (Pl. 2, *7*).
7. Conical silica-bodies in leaves and culms surrounded by satellites but the latter wanting in the culms of *S. lateriflorus* and *S. maritimus* (MET.).

Source : MNHN, Paris

8. Adaxial epidermal cells of the leaf larger than those of the abaxial (MET.) (Pl. 4, *13*).
9. Circumvascular sclerenchyma present as a cap at the xylem pole in sheaths of all the taxa (Pl. 4, *3*) but absent in *S. fluitans* and *S. jacobi* (Pl. 4, *9*, *12*).
10. Secretory cells in sheaths and leaves varying from less common to abundant (MET.) (Pl. 4, *1*, *4*, *9*, *12*, *13*, *14*).
11. Sclerenchyma strands in sheaths trapezoid or trapezoid to rounded in the majority of the taxa (Pl. 4, *8*, *9*, *10*, *14*); rounded in *S. maritimus* and *S. roylei*.
12. Metaphloem in all the organs belongs to " regular type " while that of sheaths of *S. subcapitatus* to " intermediate type ".
13. Cuticle usually thick in sheaths (Pl. 4, *14*), but thin in culms of *S. fluitans* (Pl. 3, *2*) and leaves (Pl. 4, *13*).

DESCRIPTIONS OF INDIVIDUAL SPECIES

Scirpus articulatus L.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells moderately elongated, broad; cell walls thick, pitted and smooth. Stomata (L. 32-36 μ; W. 20-24 μ); subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells short. Silica-cells elongated, narrow, thick-walled, smooth, occurring in a single discontinuous row, each cell possessing 2-4(-5) small cone-shaped silica-bodies with satellites.

Transverse section: Cuticle very thick on either surface. Epidermal cells isodiametric and similar in both surfaces. Hypodermis: abaxial 2-layered, adaxial 1-layered, both containing colourless cells. Air-cavities large, as many as and alternating with vb's, each cavity occupied with stellate parenchyma cells. Sclerenchyma (Ht. 28-60 μ; W. 32-52 μ) trapezoid strands. Vascular bundles many, large (type III A) and small (type I), not regularly alternating with each other. Metaxylem vessel members (D. 20-24 μ). Metaphloem: " regular type ". Bundle sheaths: O.S. parenchymatous, I.S. fibrous, both complete. Circumvascular sclerenchyme rectangular forming a cap at the xylem pole. Secretory cells less common. Starch grains common.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells elongated, narrow, thick-walled, smooth with straight end walls. Stomata (L. 40-44 μ; W. 20 μ), narrowly oblong; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells short, narrow, thick-walled, occurring in a single discontinuous row, each cell containing 2(-3) small conical silica-bodies with satellites.

Source : MNHN, Paris

Transverse section (Pl. 1, *2*) : Outline circular. Cuticle moderately thick, smooth. Epidermal cells thick-walled. Air-cavities many, variable, irregular in distribution in the centre, filled with lobed parenchyma cells; however air-cavities in the periphery forming a circle and almost regularly alternating with vb's. Vascular bundles many, large (type III B) and small (type I) arranged more or less in 3-4 circles; large vb's containing protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 48-60 μ); metaphloem of "regular type". Bundle sheaths: O.S. parenchymatous, I.S. fibrous, both complete. Sclerenchyma (Ht. & W. 32-48 μ) trapezoid and polyhedral hypodermal strands. Circumvascular sclerenchyma crescentiform forming a cap at the xylem pole in all the large vb's and appearing rectangular in all the small vb's. Secretory cells not seen. Starch grains abundant in parenchyma cells of the ground tissue.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.7 mm. Exodermal cells variable, thick-walled. Hypodermis consisting of 2 layers of sclerenchyma. Cortex: outer lacunose, consisting of concentrically arranged air-cavities separated by radiating rows of parenchyma; inner cortex of 2-3 layers of compactly arranged parenchyma cells being in radial alignment with endodermal cells. Endodermis: cells with U-shaped thickening. Metaxylem element central, solitary (D. 44-48 μ); protoxylem units 10 in number; metaphloem not easily recognizable. Central ground tissue parenchymatous.

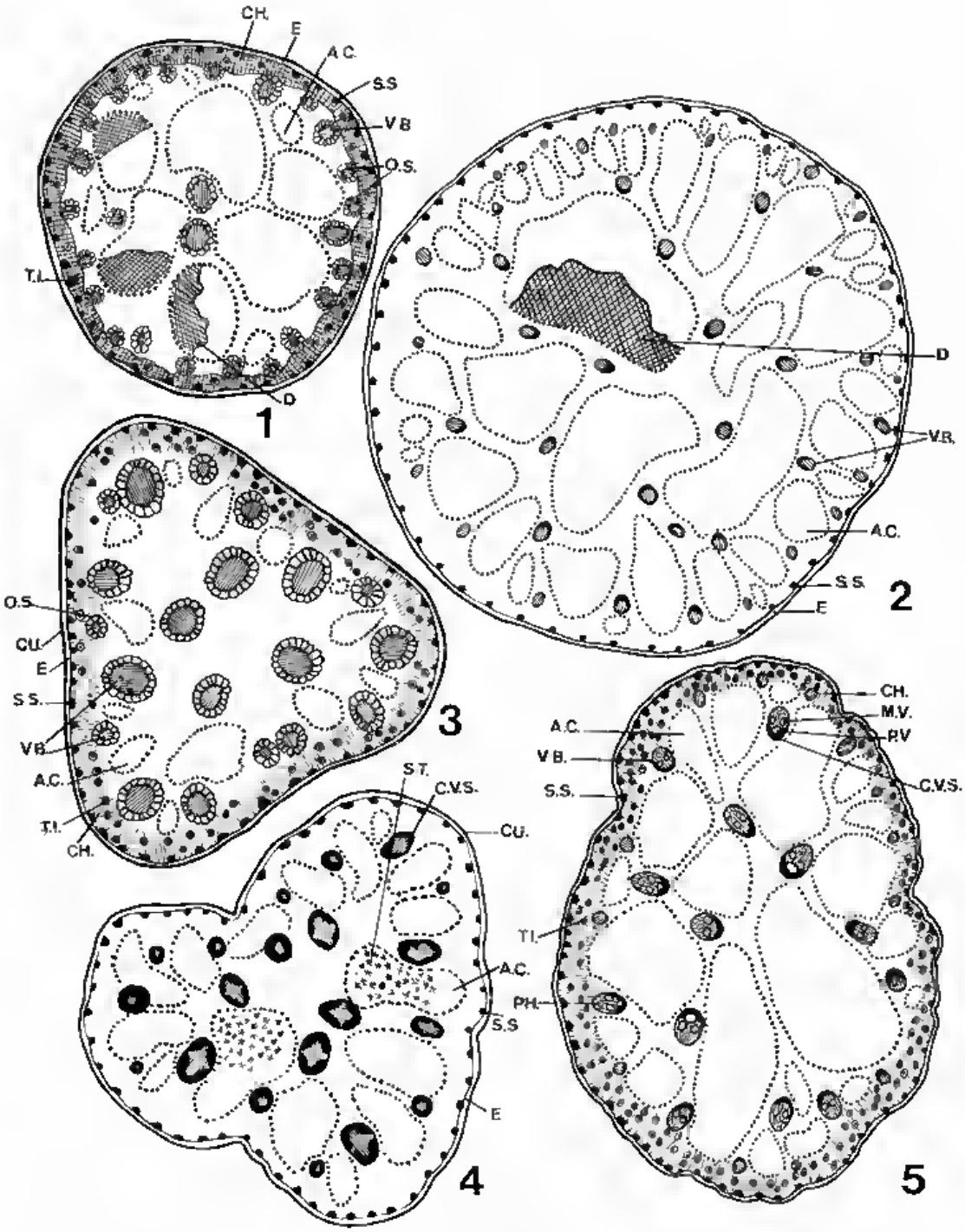
MATERIAL EXAMINED: Mayuram, Thanjavur Dt., *Govindarajalu 5781;* Thiruvottiyur, Madras Dt., *Go. 5761;* Vedanthangal, Chinglepet Dt., *Go. 5737;* Ennore, Madras Dt., *Go. 5621;* Aminjikarai, Madras Dt., *Go. 5654;* Coleroon river bed, Thanjavur Dt., *Go. 6847;* Trichirapalli, Trichirapalli Dt., *Go. 5814;* Kumbakonam, Thanjavur Dt., *Go. 7133;* Sriperumpudur, Chinglepet Dt., *Go. 5683.*

Scirpus brachyceras Hochst. ex A. Rich. (*S. corymbosus* Heyne ex Roth *non* L.) (only culm examined)

CULM. *Epidermis, surface view:* Epidermal cells short, more or less elongated, smooth, thick-walled. Stomata abundant (L. 45.0-48.6 μ; W. 32.4-36.0 μ); subsidiary cells low dome-shaped. Silica-cells in 1 (-2) continuous rows, each cell possessing 2-3 (-4) conical silica-bodies with satellites sometimes containing silica particles also.

Transverse section (Pl. 2, *5*): Outline obtusely tetragonous, minutely corrugated due to the presence of unequal heights in the epidermal cells. Epidermal cells thick-walled, variable. Stomata many, sunken in the furrows; guard cell with thickened walls; substomatal chamber narrow. Assimilatory tissue of more or less of rounded short cells occurring in 6-8 hypodermal layers. Air-cavities very many, variable, reticulate and reaching the centre; air-cavities with reference to type of diaphragm cells being of two kinds; one kind containing stellate parenchyma cells not traversed by transverse veins while the other one with radially elongated lobed thick-walled parenchyma permeated by transverse veins. Vascular

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Transverse section of culm, ground plan : **1, Scirpus juncoides** Roxb. × 25; **2, S. articulatus** L. × 10; **3, S. lateriflorus** Gmel. × 30; **4, S. roylei** (Nees) Parker × 40; **5, S. jacobi** Fischer × 30.

Source : MNHN, Paris

bundles very many, of 3 different sizes (large, medium and small), all belonging to type III A; medium and small vb's alternating with each other and thus forming a circle in the periphery; large vb's containing protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 18.0-21.6 μ); metaphloem of "regular type". Bundle sheaths: single-layered, complete, fibrous. Sclerenchyma: hypodermal, pulviniform, many (Ht. 23.4-27.0 μ; W. 27.0-28.8 μ); small fibre bundles, also present in the chlorenchyma, each one of them occurring in units of (2-) 3-6 cells and alternating with hypodermal strands; fibre bundles (Ht. 10.8-12.6 μ; W. 5.4-12.6 μ). Circumvascular sclerenchyma crescentiform forming a cap at xylem and phloem poles in all the large vb's; medium vb's with triangular (pulviniform) cap at the xylem pole; small vb's usually with pulviniform (triangular) cap at the xylem pole. Secretory cells not seen.

MATERIAL EXAMINED: *T.T.D. 8455* (*s. loco*).

Scirpus fluitans L.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated, broad, moderately thick-walled, pitted, smooth with straight end walls. Stomata (L. 32-36 μ; W. 24 μ), narrowly elliptical; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells short, broad, thin-walled, smooth, present in a single continuous row, each cell containing 1-2 conical silica-bodies with satellites.

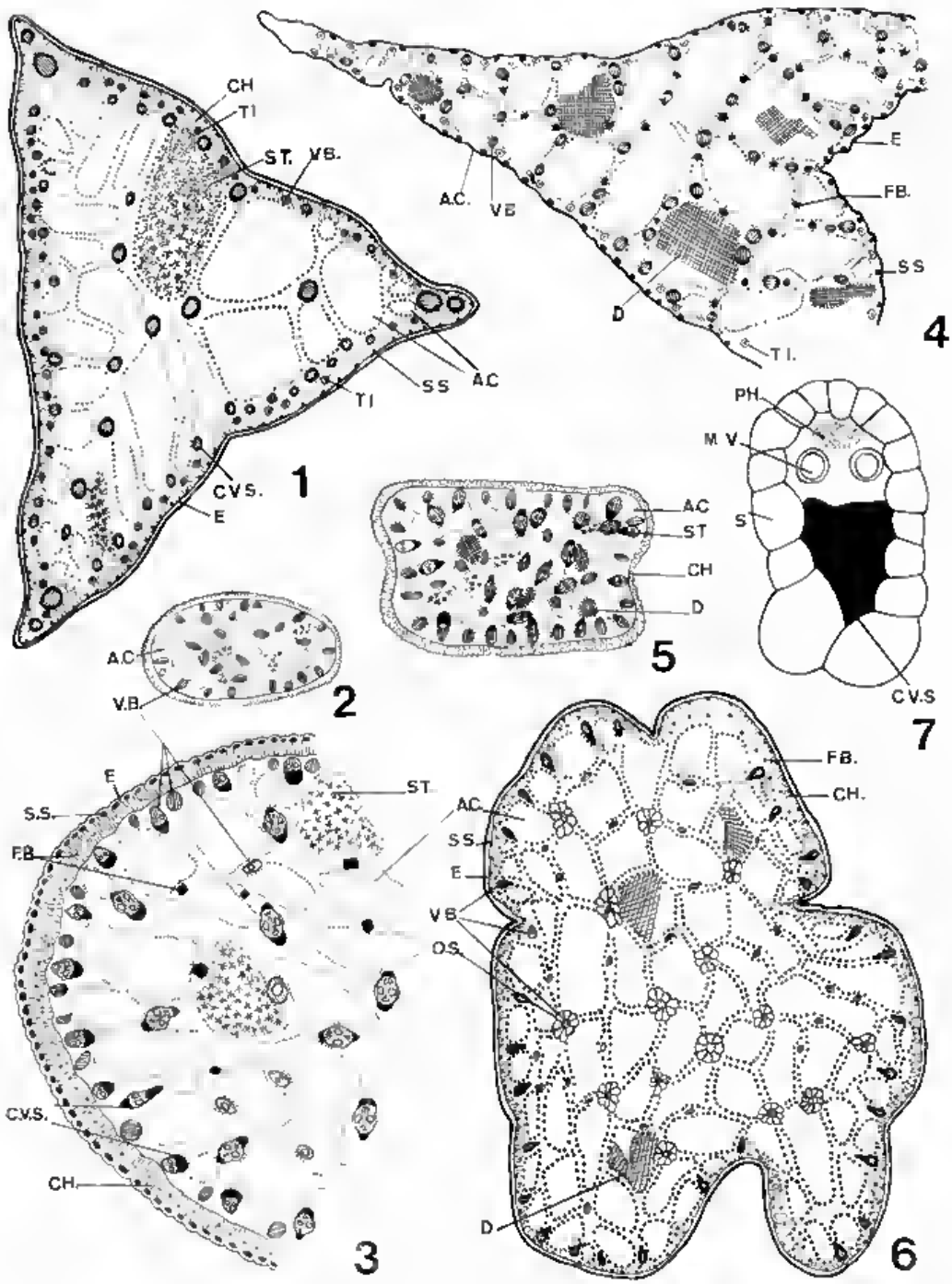
Transverse section (Pl. 4, *12*): Outline crescent-shaped. Epidermal cells thick-walled, similar on both surfaces. Abaxial hypodermis composed of single layer of parenchyma. Air-cavities *c.* 4, variable in size, irregular in outline and regularly arranged; air-cavities containing stellate parenchyma. Sclerenchyma strands (Ht. & W. 12-16 μ) trapezoid. Vascular bundles 5, large (type III A) and small (type I); median vb larger, submarginal and marginal vb's progressively becoming smaller. Bundle sheaths: O.S. of inflated parenchyma cells, I.S. fibrous both complete. Circumvascular sclerenchyma not developed. Secretory cells common.

LEAF. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated; cell walls moderately broad, thin-walled, smooth; end walls straight. Stomata (L. 32-36 μ; W. 24 μ) oval-shaped; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells axially elongated with straight end walls. Long cell sometimes containing silica particles. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, occurring in a single discontinuous row; silica-bodies small, conical, 4-6 in each cell; satellites absent.

Adaxial surface: cells elongated, hexagonal, thin-walled, smooth, broad; end walls straight. Silica-cells, see abaxial surface.

Lamina, transverse section (Pl. 4, *13*): Outline adaxially concave and slightly abaxially convex throughout; keel absent; margins truncate. Assimilatory tissue composed of 2-3 layers of chlorenchyma on the adaxial

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Transverse section of culm, ground plan: **1, Scirpus mucronatus** L. × 10; **2, S. validus** Vahl, diagrammatic; **3,** *id.*, in part × 25; **4, S. grossus** L.f., in part × 10; **5, S. brachyceras** Hochst. ex A. Rich., diagrammatic; **6, S. litoralis** Schrad. × 10; **7,** *id.*, vascular bundle × 160.

Source : MNHN, Paris

surface. Air-cavities 3, large, slightly variable, irregular in outline, containing stellate parenchyma and regularly alternating with vb's. Bulliform cells not differentiated. Vascular bundles 4 more or less of same size and disposed in a single row; metaxylem vessel members (D. 8 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: O.S. of inflated parenchymatous cells and I.S. fibrous, both complete. Sclerenchyma strands (abaxial; Ht. & W. 16 μ) trapezoid; adaxial strands (Ht. & W. 12 μ) rectangular, both hypodermal; abaxial strands 11 and adaxial strands 4 in number. Secretory cells common.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells elongated, broad, thin-walled, smooth. Stomata not observed. Silica-cells occurring in 1 (-2) continuous rows, each cell containing 3 conical bodies surrounded by satellites.

Transverse section (Pl. 3, *2*): Outline scutiform. Cuticle thin. Epidermal cells thin-walled. Assimilatory tissue: 2-3 layers of rounded chlorenchyma cells. Air-cavities *c.* 15, radially elongating, variable in size and shape, forming a circle in the periphery. Vascular bundles 7-8 arranged in a circle in the centre of the culm (Pl. 3, *2*) and belonging to type III A or B; metaxylem vessel members (D. 12-16 μ). Bundle sheaths: not recognizable because of the sclerenchyma enveloping all around the vb's. Sclerenchyma: hypodermal strands *c.* 21 (Ht. 20-24 μ; W. 36-44 μ) pulvinifomr with angular sides. Secretory cells common. Central ground tissue sclerenchymatous.

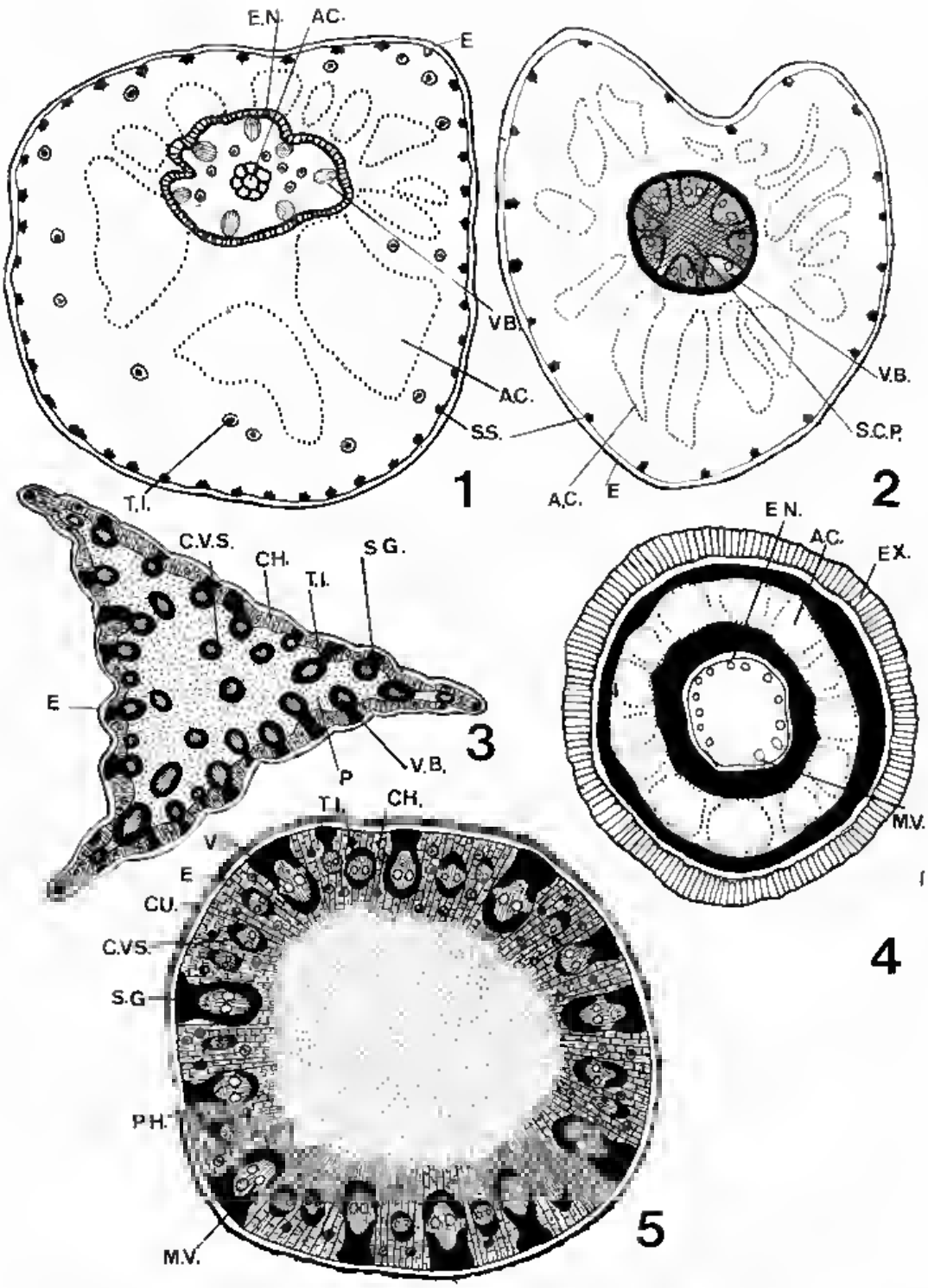
In METCALFE's material, 5 air-cavities, 5 vb's, 16 sclerenchyma strands and oval outline for the culms have been reported (METCALFE, 1971).

RHIZOME. *Transverse section* (Pl. 3, *1*): Diameter of rhizome examined *c.* 1 mm. Outline somewhat oval-shaped. Cortex consisting of radiately arranged air-cavities, 11 in number, variable in size and shape and arranged in a peripheral circle. Endodermis: conspicuous, and its cells with prominent U-shaped thickenings. Stele consisting of 7-8 collateral vb's forming a ring. Sclerenchyma strands: hypodermal, *c.* 40 in number, trapezoid, small. Secretory cells less common. Solitary schizogenous cavity present in the centre (cf. METCALFE, 1971).

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.2 mm. Epidermal cells thin-walled. Cortex: outer, see *S. articulatus;* inner cortex consisting of 2-3 layers of sclerenchyma arranged radially in alignment with endodermal cells. Endodermis: prominent, cells isodiametric with uniform thickening throughout and circular lumina. Pericycle not easily recognizable. Metaxylem element central, solitary; protoxylem units 4-5 in number; metaxylem vessel members (D. 28 μ); metaphloem not easily distinguishable. Central ground tissue sclerenchymatous.

MATERIAL EXAMINED: Nilgiris, Nilgiris Dt., *Govindarajalu 6126;* Doddabettah, Nilgiris Dt., *Go. 6205;* Naduvattam, Nilgiris Dt., *Go. 6132;* Munnar, Madurai Dt., *Jagannathan 35;* Kodaikanal, Madurai Dt., *Chrispin Devadoss 15;* Pillar Rocks, Kodaikanal, Madurai Dt., *Bourne 1219.*

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Scirpus fluitans** L. : **1**, T.S. rhizome, ground plan × 60; **2**, T.S. culm, ground plan × 50. — **S. maritimus** L. : **3**, T.S. culm, ground plan × 36. — **S. subcapitatus** Thw. : **4**, T.S. root, ground plan × 50; **5**, T.S. culm, ground plan × 50.

Source : MNHN, Paris

Scirpus grossus L.f.

LEAF. *Abaxial surface:* Intercostal cells moderately elongated, broad; cell walls thick, sinuous, pitted; end walls straight. Stomata (L. 44-52 μ; W. 32 μ) with thickened walls throughout; subsidiary cells low dome-shaped; interstomatal cells moderately elongated with straight end walls. Silica-cells elongated, narrow, thick-walled, sinuous, occurring in 2 (-3) more or less discontinuous rows; silica-bodies (3-) 5-6, conical, surrounded by satellites.

Adaxial surface: see abaxial surface.

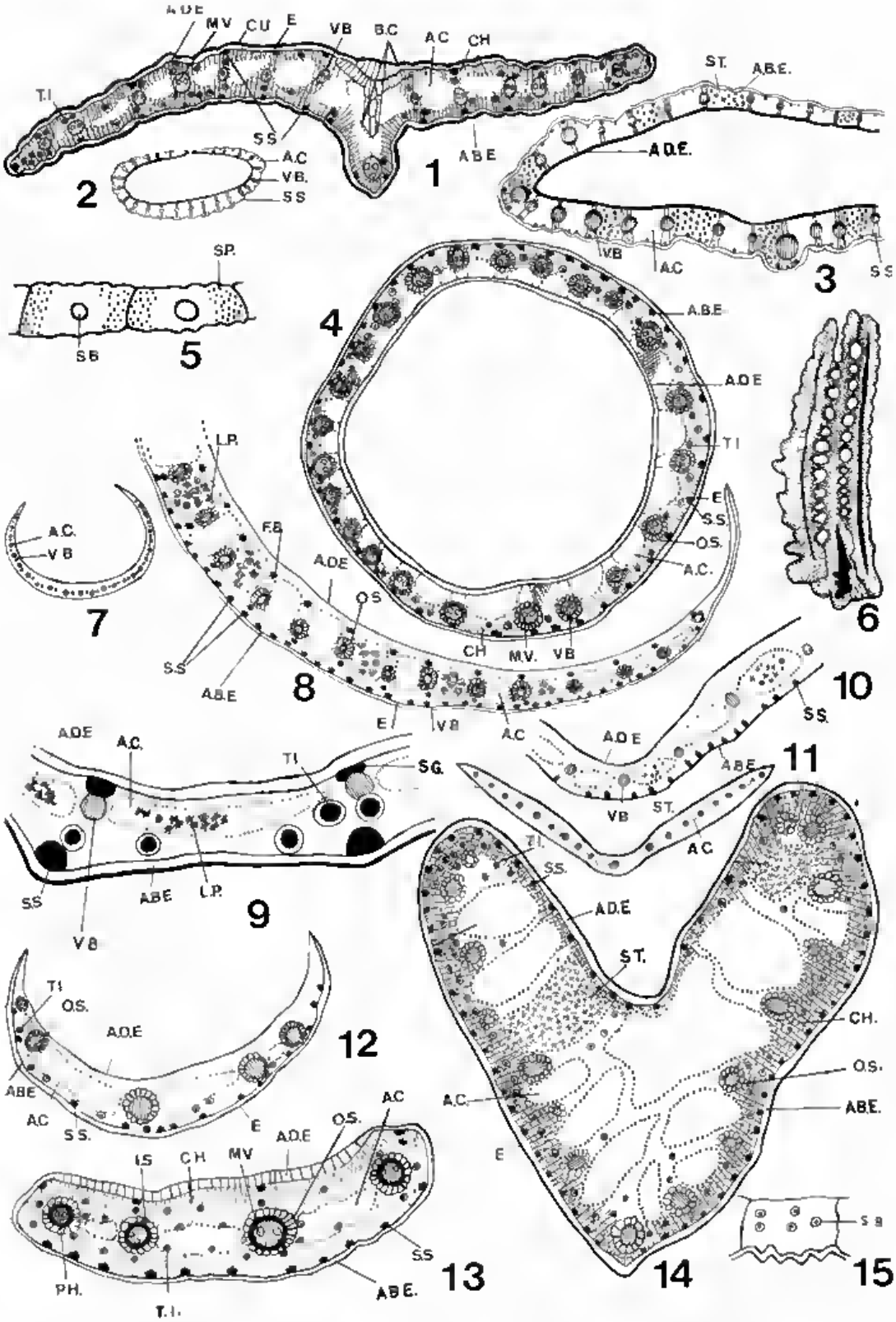
Lamina, transverse section: Outline flanged V-shaped, assymmetrical; keel triangular; margins subacute. Hypodermis: single layer of translucent cells beneath adaxial surface. Assimilatory tissue: 2-3 layers of chlorenchyma present on either surface bordering the air-cavities. Air-cavities as many as and regularly alternating with vb's; air-cavities containing two kinds of diaphragm tissue; some of the air-cavities with many long-armed, thin-walled parenchyma and large intercellular spaces and certain others filled with a transverse plate of exceedingly thick-walled elongated cells with peg-like lobes. Bulliform cells 13 present in a regular fan-shaped group. Vascular bundles 45 (24 + 1 + 20) comprising large (type III B) and small vb's (type III A) regularly alternating with each other; metaxylem vessel members (D. 60-64 μ); large vb's containing protoxylem lacunæ; metaphloem of "regular type". Bundle sheaths: O.S. of enlarged parenchyma cells, complete, I.S. fibrous, incomplete. Circumvascular sclerenchyma forming caps both at xylem and phloem poles. Sclerenchyma strands (Ht. 60-100 μ; W. 80-100 μ) usually pulviniform with angular sides (subtriangular); fibre bundles in the partition layers of the air-cavities (Ht. 40-48 μ; W. 32-52 μ) trapezoid. Secretory cells rare.

Although MULLAN (1945) and D'ALMEIDA & RAMASWAMY (1948) had investigated the leaf anatomy of this species, their account seems to be too fragmentary to be of any value since no specific mention is made about the shape and size of sclerenchyma strands, number of bulliform cells, nature of bundle sheath cells, number and type of vb's, air-cavities, assimilatory tissue, etc. Secretory cells rare and not frequent as reported by them.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells short, broad, variable, thick-walled, smooth. Stomata (L. 36-40 μ; W. 28-32 μ) oblong; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells short. Silica-cells short, narrow, thin-walled, occurring usually in more or less 2 continuous rows, each cell possessing (1-) 2 conical silica-bodies surrounded by satellites.

Transverse section (Pl. 2, *4*): Outline acutely triangular. Epidermal cells thick-walled. Air-cavities very many, variable, somewhat irregular in distribution, reticulate; air-cavities containing transverse plates of elongated cells with peg-like outgrowths, see lamina (Pl. 4, *6*). Vascular bundles very many, all similar and belonging to type III B; the vb's in the

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Transverse section of leaf (sheath or lamina), ground plan: **1, Scirpus maritimus** L., lamina × 30; **2,** *id.*, sheath, diagrammatic; **3,** *id.*, sheath, in part × 30; **4, S. juncoides** Roxb., sheath × 24; **5,** *id.*, silica cells in sheath, surface view × 360; **6, S. grossus** L.f., diaphragm cells × 240; **7, S. litoralis** Schrad., T.S. sheath, diagrammatic; **8,** *id.*, sheath, in part × 18; **9, S. jacobi** Fischer, sheath, in part × 150; **10, S. mucronatus** L., sheath, in part × 15; **11,** *id.*, in full, diagrammatic; **12, S. fluitans** L., sheath × 60; **13,** *id.*, lamina × 70; **14, S. lateriflorus** Gmel., sheath × 24; **15, S. subcapitatus** Thw., silica cell in sheath, surface view × 360.

Source : MNHN, Paris

periphery forming a circle; vb's containing protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 32-48 μ in diameter); metaphloem of " regular type". Bundle sheaths: single, parenchymatous, complete. Circumvascular sclerenchyma present as a cap both at xylem and phloem poles in all the vb's. Sclerenchyma: many, hypodermal (Ht. 40-80 μ; W. 48-60 μ), pulviniform strands. Fibre bundles (Ht. & W. 40-60 μ) pentangular, present in the partition of air-cavities. Secretory cells abundant.

MULLAN's description (1945) differs from that of mine in regard to the occurrence of sclerenchyma strands not opposite to vb's and the presence of network of air-cavities in the centre.

For rhizome and root transverse sections, see METCALFE (1971).

MATERIAL EXAMINED: Killai, South Arcot Dt., *Krishnamurthy 360.*

Scirpus jacobi Fischer[1]

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated, broad. moderately thick-walled, pitted, smooth; cells containing spindle-shaped (rod-shaped) greenish silica-body per cell. Stomata (L. 44-48 μ; W. 24 μ), narrowly oblong; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells short, broad, thin-walled, smooth, occurring usually in 2 continuous rows, each cell possessing 2 (-3) cone-shaped silica-bodies surrounded by satellites.

Transverse section (Pl. 4, *9*): Cuticle thick on the abaxial surface. Epidermal cells isodiametric, similar on both surfaces. Hypodermis: 2-3-layered parenchyma beneath abaxial epidermis. Air-cavities as many as and alternating with vb's; air-cavities containing lobed parenchyma cells traversed by veins; air-cavities variable, transversely elongated. Sclerenchyma (abaxial: Ht. 24-32 μ; W. 32-40 μ) pulviniform (rounded) strands; adaxial girders (Ht. 40 μ; W. 48 μ) pulviniform. Circumvascular sclerenchyma not developed. Vascular bundles many, rounded, belonging to type III B; metaxylem vessel members (D. 12-16 μ). Bundle sheaths: O.S. of inflated parenchyma cells, I.S. fibrous. Secretory cells large, conspicuous.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells axially elongated, moderately broad, thick-walled, smooth, pitted. Stomata (L. 44-48 μ; W. 24 μ), narrowly oblong, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells short, broad, smooth, thin-walled, present in 2-3 continuous rows, each one of them containing 2 conical silica-bodies with satellites.

Transverse section (Pl. 1, *5*): Outline ovate with wavy margin. Epidermal cells thick-walled. Assimilatory tissue hypodermal, 3-4 layers of palisade chlorenchyma. Air-cavities variable in size and shape approaching

1. This epithet is no longer the earliest available in *Scirpus*, and [should be replaced (combination under *Scirpus* still to be coined, see this vol., p. 149. — Note from the Editor).

Source : MNHN, Paris

the centre and containing stellate parenchyma; air-cavities *c.* 19 in number forming more or less peripheral ring. Vascular bundles *c.* 25, large, medium (type III A) and small (type I); large and medium vb's containing protoxylem lacunæ; medium and small vb's forming more or less a peripheral ring while the large vb's scattered in the centre; metaxylem vessel members (D. 16-20 μ). Bundle sheaths: O.S. parenchymatous, I.S. fibrous, both complete. Circumvascular sclerenchyma deeply crescentiform present as a cap at the xylem pole of all vb's. Sclerenchyma: subepidermal (Ht. 24-32 μ; W. 32-40 μ), pulviniform strands. Secretory cells very abundant in the hypodermis.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.3 mm. For other details, see *S. fluitans.*

MATERIAL EXAMINED: Thiruvottiyur, Madras Dt., *Govindarajalu 11818;* Vedanthangal, Chinglepet Dt., *Go. 5736;* Aminjikarai, Madras Dt., *Go. 5648;* Gingee, N. Arcot Dt., *Go. 5437;* Sommod river bed, Coimbatore Dt., *Ramakrishnan 6877.*

Scirpus juncoides Roxb.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated, broad, moderately thick-walled, sinuous. Stomate (L. 40-44 μ; W. 20-24 μ), narrowly oblong; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells short, broad, thin-walled, sinuous, occurring in 1-2 continuous rows; silica-bodies conical, 1-2 large per cell and associated with many minute silica-bodies near the end walls; satellites absent (Pl. 4, *5*).

Transverse section (Pl. 4, *4*): Outline circular. Cuticle over the abaxial epidermis thicker than that of the adaxial. Epidermis: cells of the abaxial layer thick-walled while those of the adaxial layer consisting of thin-walled cells. Ground tissue composed of 3-4 layers of chlorenchyma. Air-cavities *c.* 23 disposed in a single row filled with stellate parenchyma cells; air-cavities as many as and regularly alternating with vb's and present near the adaxial epidermis. Sclerenchyma: hypodermal (Ht. 20-32 μ; W. 24-40 μ), trapezoid strands. Vascular bundles *c.* 23, all belonging to (type III A), arranged in a ring; metaxylem vessel members (D. 16-20 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths, see *S. fluitans.* Circumvascular sclerenchyma crescentiform forming a cap at the xylem pole. Secretory cells common.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells elongated, broad, thin-walled, somewhat sinuous. Stomata (L. 40-48 μ; W. 24 μ), elliptical; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells see sheath.

Transverse section (Pl. I, *1*): Outline circular. Cuticle thin. Epidermal cells thin-walled. Assimilatory tissue: 3-4 layers of palisade cells present as a narrow zone at the circumference of the culm. Air-cavities *c.* 12 filled with stellate parenchyma cells; air-cavities variable, reaching the centre and arranged more or less in two circles. Vascular bundles

Source : MNHN, Paris

c. 23, small (type I) and large (type III B); both arranged to form a peripheral circle, additional pair of large vb's facing each other present in the centre; metaxylem vessel members (D. 24-28 μ); large vb's containing protoxylem lacunæ; metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths, see sheath. Circumvascular sclerenchyma, see sheath. Sclerenchyma (Ht. 24-32 μ; W. 36-40 μ), hypodermal trapezoid (pulviniform) strands. Secretory cells very common in the midst of assimilatory tissue.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.6 mm. Epidermis, outer cortex, see *S. fluitans;* inner cortex consisting of a single layer of parenchyma cells arranged in radial alignment with endodermal cells. Hypodermis composed of 2-3 layers of parenchyma cells. Endodermis: cells isodiametric, thin-walled. Metaxylem element, see *S. fluitans;* metaxylem vessel member (D. 48-52 μ); metaphloem not easily recognizable; protoxylem units 10 in number. Central ground tissue parenchymatous.

MATERIAL EXAMINED: Thandikudi, Kodaikanal, Madurai Dt., *Bourne 1434;* Bangalore, Mysore state, *Thangavelu 14;* Hebbal, Bangalore Dt., *Vasudeva Rao 7861;* Cumbum, Madurai Dt., *Baskaran 18.*

Scirpus lateriflorus Gmel.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated, narrow, thick-walled, smooth. Stomata (L. 44-48 μ; W. 24-28 μ), narrowly oblong, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, occurring in 1-2 discontinuous rows; each cell characterized by possessing (3-) 4-5 small cone-shaped silica-bodies surrounded by satellites.

Transverse section (Pl. 4, *14*): Outline thickly V-shaped with median adaxial groove. Cuticle moderately thick. Epidermal cells isodiametric, thick-walled. Assimilatory tissue hypodermal, consisting of several-layered palisade chlorenchyma. Air-cavities *c.* 13, variable, radially elongated, more or less arranged in a regular pattern and regularly alternating with vb's, each one of them filled with stellate parenchyma cells; partition of air-cavities containing chlorenchyma cells. Adaxial hypodermis consisting of a single layer of parenchyma cells. Vascular bundles *c.* 16, represented by large (type III A) and small (type I) vb's arranged in a single circle nearer to abaxial surface; major vb's containing protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 24-28 μ); metaphloem of " regular type "; outlines of vb's oval to circular. Bundle sheaths: O.S. parenchymatous composed of enlarged cells; I.S. fibrous, both complete. Circumvascular sclerenchyma 1-2-layered, crescentiform. Sclerenchyma strands (Ht. 32-40 μ; W. 40-48 μ abaxial), subepidermal, trapezoid (rounded); adaxial strands (Ht. 32 μ; W. 44-64 μ), *c.* 3 in number, trapezoid. Secretory cells abundant in the hypodermis.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells elongated, narrow, moderately thick-walled, pitted, sinuous. Stomata (L. 40-44 μ; W. 24-32 μ),

Source : MNHN, Paris

elliptical, moderately thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, occurring in 2 discontinuous rows, each cell possessing 2-3 (-4) rather large conical silica-bodies with satellites.

Transverse section (Pl. 1, *3*): Outline obtusely triangular. Cuticle thick. Epidermal cells moderately thick-walled, isodiametric. Assimilatory tissue hypodermal, consisting of many-layered palisade chlorenchyma. Air-cavities *c.* 13, variable, forming a perimedullary circle; air-cavities containing transverse plates of elongated chlorenchyma cells with peg-like lobes and not regularly alternating with vb's. Vascular bundles *c.* 20, comprising large (type III B) and small vb's (type I); peripheral circle composed of large and small vb's, 16 in number followed by an inner circle of 4 large vb's; vb's oval to rounded in outline; large vb's with protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 20-32 μ); metaphloem belonging to "regular type". Bundle sheaths: O.S. organized by large, radiating cells of parenchyma; I.S. fibrous, both complete. Circumvascular sclerenchyma present as a crescentiform cap at the xylem poles and in certain vb's at the phloem poles also. Central ground tissue parenchymatous. Sclerenchyma strands (Ht. 40-68 μ; W. 60-80 μ), subepidermal, pulviniform (triangular). Secretory cells abundant in the midst of assimilatory tissue.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined 0.5 mm. Endodermis prominent, cells with U-shaped thickenings and broad lumina. Metaxylem elements 2, central; protoxylem units 10 in number; metaxylem vessel members (D. 24-36 μ). Other details as in *S. juncoides*.

MATERIAL EXAMINED: Courtallam, Tirunelveli Dt., *Rajasekaran & Thanyakumar 10313;* Thiruvottiyur, Madras Dt., *Govindarajalu 11830;* Tirupati, Chittoor Dt., *Ra. & Rangarajan 11291;* Poondi, Madras Dt., *Go. 8986;* Sammod river side, Coimbatore Dt., *Ramakrishnan 6876;* Ennore, Madras Dt., *Go. 5617, 5618;* Red Hills, Madras state, *Go. 5557;* Gingee, N. Arcot Dt., *Go. 5433;* Nagercoil, Kanyakumari Dt., *Go. 6984;* Manganallur, Thanjavur Dt., *Go. 5803;* Kumbakonam, Thanjavur Dt., *Duraiswamy 7144.*

Scirpus litoralis Schrad.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated, broad, thin-walled, smooth. Stomata (L. 40-44 μ; W. 28-32 μ), narrowly oblong, thick-walled; subsidiary and interstomatal cells, see *S. jacobi*. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, occurring in a single discontinuous row, each cell containing 4-5 (-6) cone-shaped small silica-bodies; satellites absent.

Transverse section (Pl. 4, *7, 8*): Outline thinly crescentiform. Epidermal cells similar on both surfaces. Stomata possessing both outer and inner ledges; substomatal chamber very narrow. Hypodermis: both abaxial and adaxial layers consisting of parenchyma cells. Air-cavities containing lobed parenchyma cells traversed by veins, arranged in a single

Source : MNHN, Paris

row and regularly alternating with vb's. Sclerenchyma strands variable (abaxial: Ht. 20-40 μ; W. 24-44 μ) trapezoid, pulviniform, rounded with angular sides; adaxial strands (Ht. 24-40 μ; W. 24-32 μ) polyhedral and irregularly shaped. Vascular bundles many, large (type III A) and small (type I), both showing almost regular alternation; larger vb's characterized by protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 12 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: O.S. of inflated parenchyma cells; I.S. fibrous. Circumvascular sclerenchyma present as a rectangular cap at the xylem pole. Secretory cells rare.

CULM. *Epidermis, surface view :* Cells variable, broad, moderately thick-walled, smooth. Stomata (L. 40-44 μ; W. 32 μ), more or less circular, not common; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells moderately elongated. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, present in a single discontinuous row; silica-bodies (3-) 4 (-5), conical, not surrounded by satellites, sometimes occurring in united condition (compound).

Transverse section (Pl. 2, *6*): Diameter of the culm examined *c.* 5.0 mm. Outline ovate with ridges but circular in living materials. Epidermal cells isodiametric, thin-walled. Assimilatory tissue 2-3 layers of short palisade cells. Air-cavities very many, rather variable, forming a continuous reticulum, containing plates of transversely elongated cells with peg-like lobes, see lamina of *S. grossus* (Pl. 4, *6*) and traversed by transverse vascular connections. Vascular bundles many, comprising large (type III B), medium (type III A) and small bundles (type I), the latter two kinds of vb's forming a peripheral circle; large vb's having protoxylem lacunæ and scattered in the centre; metaxylem vessel members (D. 36-40 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: O.S. parenchymatous, I.S. fibrous, both complete; O.S. of large vb's composed of inflated radiating cells. Circumvascular sclerenchyma of large and medium vb's forming a crescentiform cap at the xylem pole; of small vb's forming a triangular cap at the xylem pole (Pl. 2, *7*). Sclerenchyma strands (Ht. 16-32 μ; W. 36-40 μ), hypodermal, pulviniform; fibre bundles variable in shape abundant in the midst of the assimilatory tissue, each composed of 4-6 cells. Secretory cells less common.

STOLON. *Epidermis, surface view:* Cells axially elongated, thin-walled, smooth, more or less hexagonal. Stomata few, usually paracytic. sometimes tetracytic (L. 22.5-27.0 μ; W. 45-49.5 μ); subsidiary cells low dome-shaped sometimes parallel-sided and extending beyond the poles of the stomata; interstomatal cells elongated with more or less straight end walls; guard cells containing many silica-bodies variable in size and shape but usually oval or bluntly cone-shaped or triangular.

Transverse section : Diameter of the stolon examined *c.* 1.15 mm. Outline circular to ovate. Cuticle thin. Epidermal cells isodiametric. Assimilatory tissue: 2-3 layers of palisade cells. Stomata with outer and inner ledges; substomatal chamber very narrow. Sclerenchyma: hypo-

Source : MNHN, Paris

dermal (Ht. 22.5-27.0 μ; W. 45-49.5 μ), pulviniform strands; strands at the inner limits of assimilatory tissue (Ht. & W. 27.0 μ), rounded. Air-cavities *c.* 6, lysigenously formed, variable in shape and size; partition walls 2-3-layered containing pentangular fibre bundles. Vascular bundles *c.* 15-18, arranged in a peripheral circle; vb's large (type III A) and small (type I) not regularly alternating with each other; vb's circular in outline with more or less angular sides. Bundle sheaths: single-layered, parenchymatous, complete. Metaphloem belonging to " regular type ". Secretory cells absent.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.6 mm. Root hairs present. Exodermal cells variable, thin-walled. Hypodermis: 2 layers of parenchyma. Cortex consisting of several air-cavities concentrically arranged and being separated by radiating rows of parenchyma and internally delimited by 2 layers of more or less compactly arranged parenchyma cells. Endodermis: 1-layered composed of broad-lumened isodiametric cells with thickening restricted to the outer tangential walls only. Pericycle distinct, parenchymatous, the continuity of which broken by protoxylem elements. Metaxylem vessel members (D. 36.0 μ), large, central, solitary, circular in outline; protoxylem units 6 in number alternating with as many metaphloem units; metaphloem consisting of 5-6 cells out of which 2-3 being large sieve tube elements, the rest companion cells. Ground tissue within the stele parenchymatous.

D'ALMEIDA & RAMASWAMY (1948) noted a central cavity instead of central metaxylem vessel element.

MATERIAL EXAMINED: Tiruvottiyur, Madras Dt., *Govindarajalu 5760, 12722.*

Scirpus maritimus L.

LEAF. *Abaxial surface:* Intercostal cells moderately elongated, variable, broad, thick-walled, smooth, pitted; end walls straight. Stomata (L. 40-44 μ; W. 28-32 μ), oval, thick-walled; subsidiary cells low dome-shaped; interstomatal cells short with concave ends. Silica-cells short, narrow, thin-walled, smooth, occurring in two more or less continuous rows, each cell containing 2 small conical silica-bodies not surrounded by satellites.

Adaxial surface: Cells shortly hexagonal, variable, thin-walled, smooth; end walls straight. Stomata abundant (L. 32-40 μ; W. 24 μ), elliptic, thin-walled; subsidiary and interstomatal cells, see abaxial surface. Silica-cells short, thin-walled, smooth, occurring in 2 continuous rows, each cell possessing 2-3 conical silica-bodies with satellites.

Lamina, transverse section (Pl. 4, *1*): Outline flat with abaxial keel and corrugated surfaces but said to be widely V-shaped by METCALFE (1971). Cuticle very thick on both surfaces. Adaxial epidermal cells larger than those of the abaxial. Keel obtusely triangular. Margins obtuse. Assimilatory tissue occurring in more or less palisade layers

Source : MNHN, Paris

throughout the mesophyll. Air-cavities *c.* 16, variable, alternating with vb's; air-cavities containing stellate parenchyma cells (cf. METCALFE, 1971). Bulliform cells occurring in 4 layers, the outer consisting of 7, followed by the inner one of 16-17 cells both forming a regular fan-shaped group; the two innermost layers consisting of 2 more or less radially elongated cells in each. Vascular bundles 14 with 1 median vb in the keel (cf. METCALFE, 1971); vb's comprising large (type III B) and small (type III A), more or less alternating with each other; metaxylem vessel members (D. 20 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: single, fibrous, complete. Circumvascular sclerenchyma crescentiform in the large vb's and rectangular in the small vb's and in both forming caps at the xylem poles. Sclerenchyma strands (Ht. 16-32 μ; W. 24-40 μ) pulviniform, subepidermal to abaxial and adaxial epidermis and on either sides of the keel vb; girders not seen (cf. METCALFE, 1971). Secretory cells abundant throughout.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells moderately elongated, broad, thin-walled, moderately sinuous. Stomata not observed. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, present in 2 continuous rows; silica-bodies 4, conical in each cell, not surrounded by satellites.

Transverse section (Pl. 4, *2, 3*): Outline thinly crescentiform. Cuticle thicker on the adaxial surface. Abaxial and adaxial epidermal cells thick-walled. Air-cavities very many, containing stellate parenchyma cells and regularly alternating with vb's. Sclerenchyma strands (Ht. & W. 20-40 μ), rounded, occupying the subepidermal position of the adaxial surface. Circumvascular sclerenchyma 3-4-layered, crescentiform, forming a cap at the xylem pole. Vascular bundles many, varying in size (type III A), arranged in the partitions of the air-cavities forming a single row; vessel members (D. 16-24 μ); metaphloem of " regular type ". Secretory cells not common.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells short, variable, rather broad, thick-walled, somewhat sinuous. Stomata (L. 32-40 μ; W. 24-28 μ), narrowly oblong, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells short. Silica-cells short, narrow, thin-walled, smooth, occurring in 1-2 discontinuous rows, each one of them possessing 2 large cone-shaped silica-bodies without satellites.

Transverse section (Pl. 3, *3*): Outline acutely triangular. Epidermal cells thick-walled. Substomatal chamber narrow and small. Assimilatory tissue: 3-4 layers of chlorenchyma. Air-cavities absent (cf. METCALFE, 1971). Vascular bundles *c.* 34, large (type III A) and small (type I), the former containing protoxylem lacunæ; both types of vb's arranged to form a peripheral circle without showing regular alternation; few large vb's in the centre scattered (cf. METCALFE, 1971); metaxylem vessel members (D. 20-24 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: single-layered, fibrous, complete but not easily recognizable. Circumvascular sclerenchyma 2-3-layered, forming a complete sheath in all the vb's thus

Source : MNHN, Paris

obscuring the bundle sheaths. Sclerenchyma girders (Ht. 40-60 μ; W. 40-64 μ), securiform; strands (Ht. 20-40 μ; W. 32-52 μ) pulviniform or rectangular. Central ground tissue parenchymatous. Secretory cells abundant in the midst of assimilatory tissue.

STOLON. *Transverse section:* Diameter of the stolon examined *c.* 0.6 mm. Epidermal cells thick-walled, suberized, variable. Cortex lacunose due to the presence of air-cavities varying in size and shape. Endodermis : prominent composed of cells with uniform thickening throughout and narrow lumina. Pericycle distinct, sclerenchymatous; cells radially elongated, hexagonal. Vascular bundles many; perimedullary vb's disposed in a circle while the central ones scattered; vb's belonging to type III B and sometimes found united laterally with the adjacent vb's; metaxylem vessel members (D. 36-40 μ); metaphloem of " regular type ". Circumvascular sclerenchyma forming a complete sheath. Central ground tissue parenchymatous.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.5 mm. Exodermis: cells thick-walled, suberized, variable. Endodermis: cells isodiametric with uniform thickening throughout and circular broad lumina. Metaxylem vessel members (D. 56 μ), solitary, central. Pericycle not easily recognizable. Other details as in *S. fluitans.*

FREIDENFELT's (1904) description differs as follows: endodermal cells radially elongated with U-shaped thickenings, pericycle of thin-walled cells and 2 large central vessels in the stele.

MATERIAL EXAMINED: Somnad river side, Coimbatore Dt., *Ramakrishnan 6879.*

Scirpus mucronatus L.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells axially elongated, narrow, thin-walled, smooth. Stomata not observed. Silica-cells elongated narrow, thin-walled, smooth, occurring in 2 continuous rows; silica-bodies 3-4 conical, surrounded by satellites in each cell.

Transverse section (Pl. 4, *10, 11*): Outline broadly V-shaped. Abaxial epidermal cells larger than those of the adaxial. Cuticle thick. Air-cavities *c.* 18 rather variable, and regularly alternating with vb's; air-cavities filled with stellate parenchyma cells and arranged in a circle. Sclerenchyma strands (Ht. 40-56 μ; W. 48-60 μ), trapezoid (pulviniform) situated next to adaxial epidermis. Vascular bundles *c.* 19, of one size, all belonging to type III A, arranged in a single horizontal row; metaxylem vessel members (D. 16-24 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: O.S. parenchymatous; I.S. sclerenchymatous, both complete. Circumvascular sclerenchyma 2-layered, forming a crescentiform cap at the xylem poles. Secretory cells not common.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells axially elongated, narrow, thick-walled, pitted, smooth. Stomata (L. 52-56 μ; W. 20-24 μ), narrowly

Source : MNHN, Paris

oblong, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, developed in 2 continuous rows; silica-bodies (4-) 8 (-12), conical and surrounded by satellites in each cell.

Transverse section (Pl. 2, *1*): Outline acutely triangular. Epidermal cells thick-walled. Cuticle very thick, smooth. Assimilatory tissue: 3-4 layers of hypodermal palisade chlorenchyma. Air-cavities variable. many, arranged in an orderly pattern after the transectional outline of the culm, many of them radially elongated and reaching the centre; those at the corners are much smaller; air-cavities containing stellate parenchyme and *c.* 35 in number. Vascular bundles *c.* 54 comprising both larga (type III B) and small (type III A); peripheral circle consisting of *c.* 45 small vb's aligned at the inner boundary of chlorenchyma; *c.* 9 large vb's arranged in a triradiate manner in the centre; the peripheral vb's alternating almost with air-cavities except a few; large vb's containing protoxylem lacunæ; each corner of the culm containing a pair of vb's out of which the inner vb's larger than the outer; metaxylem vessel members (D. 40-44 μ). Bundle sheaths, circumvascular sclerenchyma, see *S. maritimus*. Sclerenchyma strands many (Ht. & W. 20-40 μ), rounded to pulviniform (triangular). Secretory cells abundant in the hypodermis.

RHIZOME. *Transverse section:* Diameter of the rhizome examined *c.* 3.7 mm. Cuticle thick. Epidermal cells thick-walled. Sclerenchyma strands (Ht. 120-140 μ; W. 100-120 μ), pulviniform to rounded. Cortex parenchymatous. Endodermis prominent consisting of a single layer of uniformly thickened, isodiametric cells having broad lumina. Vascular bundles (type V), many; perimedullary vb's forming a ring while the remainder scattered; metaphloem of "regular type". Bundle sheaths: single, parenchymatous, complete. Circumvascular sclerenchyma 1-2-layered, sometimes forming a cap. Central ground tissue of compactly arranged parenchyma. Secretory cells and starch grains abundant in the cortex and central ground tissue.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.7 mm. Exodermis: single-layer of thin-walled cells. Hypodermis: single-layered, sclerenchymatous. Cortex: outer broad, containing several air-cavities arranged in a concentric manner and separated from each other by radiating rows of parenchyma cells; inner cortex of 4 layers of compactly arranged parenchyma cells disposed in radial alignment with the endodermal cells. Endodermis prominent composed of isodiametric cells with U-shaped thickening and broad lumina. Pericycle distinct, sclerenchymatous. Metaxylem elements, see *S. fluitans;* metaxylem vessel members (D. 28-32 μ); protoxylem units 9 in number and alternating with as many metaphloem units, each unit in the latter containing a single large sieve tube element and 3 companion cells. Central ground tissue sclerenchymatous.

MATERIAL EXAMINED: Nilgiris, Nilgiris Dt., *Govindarajalu 6237, 9109;* Muthukuzhi, Kanyakumari Dt., *Ernest Thayasingh 8573;* Nellikkampatti, Thekkady, Kerala state,

Source : MNHN, Paris

Go. 6533; Yercaud, Salem Dt., *Fyson 7046;* Siruvani, Coimbatore Dt., *Rajasekaran 7023;* Munnar, Madurai Dt., *Jagannathan 26;* Kodhaiyar, Kanyakumari Dt., *Go. 7637;* Kodaikanal, Madurai Dt., *Fyson 4370;* Valparai, Coimbatore Dt., *Go. 10858.*

Scirpus roylei (Nees) Parker

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells elongated, narrow, thick-walled, pitted, smooth. Stomata (L. 52-56 μ; W. 24-28 μ), narrowly oblong, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells elongated, thin-walled, smooth, narrow, developed in 1-2 continuous rows, each cell containing 8-10 small conical silica-bodies with satellites.

Transverse section: Cuticle very thick on both surfaces. Abaxial and adaxial epidermal cells thick-walled. Adaxial epidermal cells larger than those of the abaxial. Hypodermis: single layer of parenchyma in the abaxial surface. Air-cavities as many as and alternating with vb's; air-cavities containing stellate parenchyma. Sclerenchyma strands (Ht. 20-32 μ; W. 24-40 μ), rounded to pulviniform. Circumvascular sclerenchyma of 1-2 layers forming a rectangular cap at the xylem poles. Vascular bundles many, distributed in a single row and all belonging to type I; metaxylem vessel members (D. 8 μ); metaphloem not easily recognizable. Bundle sheaths: single, fibrous, complete. Secretory cells common.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells elongated, narrow, thin-walled, smooth. Stomata (L. 44-48 μ; W. 20-24 μ), narrowly oblong, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells elongated. Silica-cells elongated, narrow, thin-walled, smooth, disposed in 1-2 almost continuous rows; silica-bodies conical, 5-6 having satellites present in each cell.

Transverse section (Pl. 1, *4*): Outline obtusely triangular with ridges. Cuticle thick, smooth. Epidermal cells thick-walled. Assimilatory tissue of *c.* 2-4 layers of palisade chlorenchyma in the hypodermis. Air-cavities *c.* 16, variable, arranged to form more or less a peripheral circle, not approaching the centre filled with stellate parenchyma cells; cells in the partition layers of the air-cavities with some gelatinous content? Vascular bundles *c.* 20 of two sizes, large (type III B) and small (type I) and arranged in more or less two circles, outer circle consisting of *c.* 15 vb's, the inner of *c.* 5 vb's but in outer circle both large and small vb's present; large vb's with protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 28 μ); metaphloem belonging to " regular type ". Bundle sheaths and circumvascular sclerenchyma, see *S. mucronatus*. Sclerenchyma strands (Ht. 28-40 μ; W. 32-40 μ), variable (pulviniform, rounded, subtriangular). Secretory cells occasional.

SABNIS (1921) noted circular outline for the culm and secretory cells in the chlorenchyma.

ROOT. *Transverse section:* Diameter of the root examined *c.* 0.5 mm. Inner cortex of 2-3 layers of parenchyma cells arranged in radial alignment

Source : MNHN, Paris

with the endodermal cells. Metaxylem vessel members (D. 72 μ); protoxylem units 8 in number and alternating with as many metaphloem units, each unit in the latter comprising a single large sieve tube element and 3 companion cells. For other details, see *S. fluitans.*

MATERIAL EXAMINED: Bhubaneshwar, Orissa state, *Thangavelu 7053.*

Scirpus subcapitatus Thw.

SHEATH. *Abaxial surface:* Intercostal cells short, narrow, variable, exceedingly thick-walled, pitted, sinuous. Stomata (L. 44-48 μ; W. 28-32 μ), elliptical, thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells short with straight end walls. Silica-cells short, broad, thin-walled, sinuous, occurring in 3 discontinuous rows; each one of them including 2-5 (-6) small conical silica-bodies without satellites arranged in two rows (Pl. 4, *15*).

Transverse section: Cuticle exceedingly thick, lamellated, that of the abaxial surface thicker than that of the adaxial. Abaxial and adaxial epidermal cells thick-walled. Hypodermis (abaxial) consisting of 2 layers of sclerenchyma; adaxial hypodermis of 2-3 layers of parenchyma. Air-cavities *c.* 25 containing stellate parenchyma cells and regularly alternating with as many vb's. Sclerenchyma girders (Ht. 40-60 μ; W. 80-120 μ), crescentiform. Vascular bundles *c.* 25, comprising large (type III B) and small (type I) arranged nearer to abaxial surface in a single row and almost regularly alternating with each other; metaxylem vessel members (D. 12-16 μ); metaphloem of " intermediate type ". Bundle sheaths: O.S. parenchymatous, incomplete; I.S. fibrous, complete. Circumvascular sclerenchyma present as a crescentiform cap at the xylem poles. Secretory cells abundant.

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells short, narrow, variable, exceedingly thick-walled, pitted, somewhat sinuous. Stomata (L. 44-48 μ; W. 28-32 μ), elliptical, exceedingly thick-walled; subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells short. Silica-cells short, rather broad, thin-walled, occurring in 3 discontinuous rows; silica-bodies 1-2 (-3) conical, small with satellites in each cell.

Transverse section (Pl. 3, *5*): Outline circular. Cuticle very thick, warty. Epidermal cells isodiametric, thick-walled. Assimilatory tissue of compactly arranged, several-layered chlorenchyma, hypodermal. Air-cavities absent. Vascular bundles *c.* 29 comprising large, medium (type III A) and small vb's (type I), all arranged in the periphery to form a circle; vb's of different types not showing regular alternation with each other; metaxylem vessel members (D. 20 μ); metaphloem of " regular type "; large vb's without protoxylem lacunæ; outline of vb's oval to elliptical in outline. Bundle sheaths: single-layered, fibrous, complete. Circumvascular sclerenchyma crescentiform in small and medium vb's, forming

Source : MNHN, Paris

caps both at xylem and phloem poles and in the case of large vb's at the xylem pole only. Sclerenchyma girders (Ht. 100-120 μ; W. 80-120 μ), T-shaped, present in association with the large vb's. Central ground tissue consisting of abruptly enlarged compactly arranged parenchyma. Secretory cells abundant in the hypodermis.

ROOT. *Transverse section* (Pl. 3, *4*): Diameter of the root examined *c.* 0.9 mm. Outline circular. Epidermis: palisade layer of moderately thick-walled, radially elongated cells. Exodermis: a single layer of thick-walled, isodiametric cells; cells containing cone-shaped silica-bodies projecting from the walls. Cortex: outer narrow composed of 3-4 layers of sclerenchyma; middle cortex lacunose, characterized by *c.* 13 air-cavities separated by radiating rows of parenchyma; inner cortex narrow, consisting of 5-6 layers of sclerenchyma. Endodermis: prominent, cells isodiametric with U-shaped thickenings and broad lumina. Pericycle not distinct. Metaxylem elements *c.* 15 in number forming a perimedullary ring with as many protoxylem units; metaphloem not easily recognizable. Central ground tissue sclerenchymatous.

MATERIAL EXAMINED: Kodaikanal, Madurai Dt., *Ramakrishnan 6831, Thanikaimoni 7077.*

Scirpus validus Vahl (only culm available)

CULM. *Epidermis, surface view:* Cells short, somewhat isodiametric, smooth, thick-walled. Stomata abundant (L. 16.2-18.0 μ; W. 10.8-12.6 μ); subsidiary cells parallel-sided; interstomatal cells short; silica-cells elongated, slightly broad, occurring in 2-3 continuous rows; silica-bodies 2-3 in each cell with satellites.

Transverse section (Pl. 2, *2, 3*): Outline elliptic-rounded or suborbicular, see *S. brachyceras.* Epidermal cells, stomata see *S. brachyceras.* Assimilatory tissue consisting of 3-4 layers of palisade chlorenchyma and following this, 3-4 layers of rounded to polygonal parenchyma cells present. Air-cavities very many, variable in size and shape, reticulate, approaching the centre, each one of them containing stellate parenchyma cells. Vascular bundles very many, large (type III B), medium and small vb's (type III A); medium and small vb's regularly alternating with each other, disposed in a peripheral circle; large vb's containing protoxylem lacunæ; metaxylem vessel members (D. 18.0-21.6 μ); metaphloem of " regular type ". Bundle sheaths: single-layered, fibrous, complete. Circumvascular sclerenchyma forming crescentiform caps at xylem and phloem poles in all central large vb's; rectangular or triangular caps at xylem poles in small and medium vb's; circumvascular sclerenchyma of vb's encircled by air-cavities (in the partitions) forming more or less rectangular caps both at xylem and phloem poles. Sclerenchyma strands, subepidermal (Ht. 23.4-27.0 μ; W. 27.0-28.8 μ), pulviniform; small fibre bundles (Ht. 10.8-12.6 7; W. 5.4-12.6 μ) embedded in palisade chlorenchyma, each one of them occurring in units

Source : MNHN, Paris

of (2-) 3-6 cells and alternating with subepidermal strands. Secretory cells not seen but reported to be present by METCALFE (1971).

MATERIAL EXAMINED: Andamans, *Govindarajalu 11725, 11730.*

KEY BASED ON CHARACTERS VISIBLE IN EPIDERMIS & T.S. CULM

Bundle sheaths of vb's single-layered; silica-bodies with satellites.
- Fibre bundles present in the partition of air-cavities.
  - Outline acutely triangular; fibre bundle pentangular; air-cavities containing parenchyma with peg-like lobes..... *S. grossus.*
  - Outline elliptic-rounded or suborbicular; fibre bundles both squarrish and pentangular; air-cavities with stellate parenchyma ..... *S. validus.*
- Fibre bundles absent in the partition of air-cavities.
  - Outline obtusely tetragonous; air-cavities containing both stellate and lobed parenchyma ..... *S. brachyceras.*
  - Outline circular; air-cavities absent..... *S. subcapitatus.*
  - Outline ovate with ridges (circular in living); air-cavities containing parenchyma with peg-like lobes..... *S. litoralis.*

Bundle sheaths of vb's double-layered.
- Fibre bundles present in the partition of air-cavities.
  - Outline acutely triangular; strands pulviniform to rectangular. ..... *S. maritimus.*
  - Outline obtusely triangular with ridges; strands variable..... *S. roylei.*
  - Outline obtusely triangular without ridges; strands pulviniform to triangular ..... *S. lateriflorus.*
- Fibre bundles absent in the partitions of air-cavities.
  - Outline circular.
    - Sclerenchyma strands trapezoid to polyhedral; air-cavities containing lobed parenchyma ..... *S. articulatus.*
    - Sclerenchyma strands triangular (pulviniform); air-cavities containing stellate parenchyma ..... *S. juncoides.*
  - Outline scutiform; silica-bodies 3 per cell ..... *S. fluitans.*
  - Outline ovate with wavy margin; silica-bodies 2 per cell..... *S. jacobi.*
  - Outline acutely triangular; silica-bodies usually 8 per cell... *S. mucronatus.*

CONCLUSION

The anatomical structure of 13 species of *Scirpus s. lato* has been described. Among several noteworthy interspecific differences that have come to light, the transectional outlines of the culms in different species presenting different shapes are so revealing and specific that this particular feature alone seems to provide not only a primary mark of distinction but of major importance. Other collateral key characters such as the nature of the bundle sheaths, presence or absence of fibre bundles, number of silica-bodies per cell, cellular contents of air-cavities and sclerenchyma strands have also been used in varying combination for the anatomical identification of the species.

Source : MNHN, Paris

Key to figure lettering and text abbreviations

AB.E. abaxial epidermis
A.C. air-cavity
AD.E. adaxial epidermis
B.C. bulliform cells
CH. chlorenchyma
CU. cuticle
C.V.S. circumvascular sclerenchyma
D. diaphragm
E. epidermis
EN. endodermis
EX. exodermis
S.P. silica particle
S.S. sclerenchyma strand
ST. stellate parenchyma
T.I. tannin idioblast
V.B. vascular bundle
F.B. fibre bundle
HY. hypodermis
L.P. lobed parenchyma
M.V. metaxylem vessel
P. parenchyma
PH. metaphloem
P.L. protoxylem lacunæ
S. sheath
S.B. silica-body
SC.P. sclerosed parenchyma
S.G. sclerenchyma girder
D. diameter
Ht. height
I.S. inner bundle sheath
L. length
O.S. outer bundle sheath
T.S. transverse section
vb. vascular bundle (plural vb's)
W. width

Acknowledgements

I am thankful to Mr. K. Rajasekaran for the technical assistance offered during the course of this work.

References

D'Almeida, J. F. R. & Ramaswamy, C. S., 1948. — A contribution to the study of the ecological anatomy of the Indian *Cyperaceæ*, Univ. Bombay bot. Mem. **1** : 1-63.

Cheadle, V. I. & Uhl, N. W., 1948 a. — Types of vascular bundles in the *Monocotyledoneæ* and their relations to the late metaxylem conducting elements, Amer. J. Bot. **35** : 486-496.

— 1948 b. — The relation of metaphloem to the types of vascular bundles in the Monocotyledons, Amer. J. Bot. **35** : 578-583.

Freidenfelt, T., 1904. — Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens, Bibliotheca bot. **12**, Heft 61 : 118.

Govindarajalu, E., 1966. — The systematic anatomy of south Indian *Cyperaceæ: Bulbostylis* Kunth, J. Linn. Soc., Bot. **59** : 289-304.

— 1968 a. — The systematic anatomy of south Indian *Cyperaceæ: Fuirena* Rottb., J. Linn. Soc., Bot. **62** : 27-40.

— 1968 b. — The systematic anatomy of south Indian *Cyperaceæ: Cyperus* L. subgen. *Kyllinga* (Rottb.) Suringar, J. Linn. Soc., Bot. **62** : 41-58.

— 1969. — Observations on new kinds of silica deposits in *Rhynchospora* spp., Proc. Indian Acad. Sci., sect. B, **70** : 28-36.

— 1974. — The systematic anatomy of south Indian *Cyperaceæ: Cyperus* L. subgen. *Juncellus*, *Cyperus* subgen. *Mariscus* and *Lipocarpha* R. Br., J. Linn. Soc., Bot. **68** : 235-266.

Mehra, P. N. & Sharma, O. P., 1965. — Epidermal silica cells in the *Cyperaceæ*, Bot. Gaz. **126** : 53-58.

Metcalfe, C. R., 1971. — *Anatomy of the Monocotyledons*. V. *Cyperaceæ*, 597 p. (Clarendon Press).

Metcalfe, C. R. & Gregory, M., 1964. — Some new descriptive terms for *Cyperaceæ* with a discussion of variations in leaf form noted in the family, Notes Jodrell Lab. **1** : 1-11.

Source : MNHN, Paris

MULLAN, D. P., 1945. — The biology and anatomy of *Scirpus grossus* Linn. f., J. Bombay nat. Hist. Soc. **45** : 402-407.
PALLA, E., 1888-9. — Zur Kenntnis der Gattung *Scirpus*, Bot. Jahrb. **10** : 293-301.
SABNIS, T. S., 1921. — The physiological anatomy of the plants of the Indian desert, J. Indian bot. Soc. **2** : 157-73, 217-35.

Department of Botany,
Presidency College,
MADRAS-600 005-S. INDIA.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 39-49, 1976.

A PROPOS DE *COMIPHYTON GABONENSE* (*RHIZOPHORACEÆ — MACARISIEÆ*)

par J.-J. FLORET

RÉSUMÉ : De nouvelles données morphologiques et phytogéographiques précisent et complètent la connaissance du genre *Comiphyton* qui demeure monospécifique. Des idées personnelles sur les affinités à l'intérieur de la tribu des *Macarisieæ* sont fondées sur certaines relations typologiques perceptibles au niveau des inflorescences, des fleurs et des fruits.

SUMMARY: New morphological features and phytogeographic data on the monotypical genus *Comiphyton*. Personal views on the relationships between the hitherto known genera and subgenera of the tribes *Macarisieæ* are given as far as the morphological facts relating to inflorescence, flower and fruit are perceptible and do permit such statements.

***

Le genre *Comiphyton*, établi sur une récolte du Gabon, existe au Zaïre : huit spécimens appartenant à ce genre figurent dans l'herbier de Meise (BR). Ils sont cités ci-après avec un numéro d'ordre pour chacun d'eux utilisé entre parenthèses dans le texte :

1 — *Evrard 2716*, plantation Panneels près de Lolengui, Terr. Befale, boutons floraux, nov. 1957.

2 — *Evrard 3232*, Bongoy, Terr. Boende, fl., fr., janv. 1958.

3 — *Donis 3158*, km 14 route Lilanda-Yambaw, près de Yangambi, Terr. Isangi, boutons très petits, nov. 1951.

4 — *Germain 8844*, *eod. loc.*, très jeunes inflorescences, mars 1957.

5 — *Michelson 915*, aux abords du km 89 de la route Shabunda-Kasese, boutons floraux, fl. à peine ouvertes, fév. 1949.

6 — *Pierlot 2162*, Kembe, km 153 de la route Sake-Walikale, état vég., juin 1958.

7 — *Germain 5213*, Monts Homas, Irumu, fr., juin 1949.

8 — *Germain 5248*, village de Mandibe, près d'Irumu, fr., juin 1949.

Le présent article a pour objet d'exposer les données nouvelles fournies par ces huit récoltes zaïroises et de préciser certains aspects morphologiques et phytogéographiques. Parallèlement, sont présentées quelques réflexions personnelles sur la tribu des *Macarisieæ*.

Source : MNHN, Paris

ASPECTS MORPHOLOGIQUES

LE PORT ET LE MODE DE CROISSANCE

Alors que le type ne porte aucune indication concernant la plante sur pied, les récoltes du Zaïre fournissent les précisions suivantes :

— « arbuste de 2 m de haut » (8),
— « arbuste de 5-6 m » (1),
— « petit arbre » (3),
— « petit arbre de 5-6 m de haut et tronc de 10 cm de diamètre » (7),
— « petit arbre de 13 m de hauteur, circonférence à 1,50 m : 23 cm ... devient un arbre de 2e grandeur » (6),
— « petit arbre ... hauteur totale 15 m, diamètre 0,15 m » (4),
— « arbre » (5),
— « arbre 25-30 m de haut, 40 cm de diamètre » (2).
Le fût est « élancé » (4, 5) et une observation tout à fait intéressante précise même :
— « petit arbre ... à port de *Tricalysia* ... branches étalées horizontalement, dôme léger » (4).

L'observation de tous les spécimens fertiles (type compris) révèle que :

1 - les nouvelles inflorescences ne sont présentes que sur les parties non aoûtées ou en tout début d'aoûtement des rameaux;

2 - en présence d'une inflorescence, le bourgeon végétatif axillaire est pratiquement toujours inhibé (un seul spécimen (3) montre une jeune inflorescence accompagnée d'une très courte innovation végétative);

3 - sur les parties aoûtées, entre le pétiole (ou la cicatrice pétiolaire) et le bourgeon végétatif, une cicatrice inflorescentielle est pratiquement toujours repérable (excepté, semble-t-il (2, 7, 8), où 1 (-2-3) nœuds les plus inférieurs demeurent végétatifs;

4 - une torsion des pétioles, souvent accompagnée d'une altération plus ou moins nette de l'angle de décussation, suggère fortement que, sur le vif, les limbes foliaires sont disposés dans un même plan.

L'ensemble de ces informations m'ont conduit à concevoir l'hypothèse architecturale suivante comme la moins improbable (en attendant des observations plus détaillées sur le terrain) : *Comiphyton gabonense* est un arbre ordinairement petit à moyen pouvant parfois atteindre et dépasser 25 m; son fût élancé — monopodial ou sympodial? — porte dans sa partie supérieure des branches horizontales dont les rameaux plagiotropes lâchement ramifiés sont fondamentalement monopodiaux; tout se passe comme si la présence des inflorescences dans la région terminale du rameau renforçait la dominance apicale. Le modèle de Roux conçu par F. Hallé & R. A. A. Oldeman me paraît être le moins incompatible pour traduire le port et l'édification de cette plante; ces auteurs ont déjà rapporté à ce même modèle deux *Cassipourea* africains du sous-genre *Dactylopetalum*.

Source : MNHN, Paris

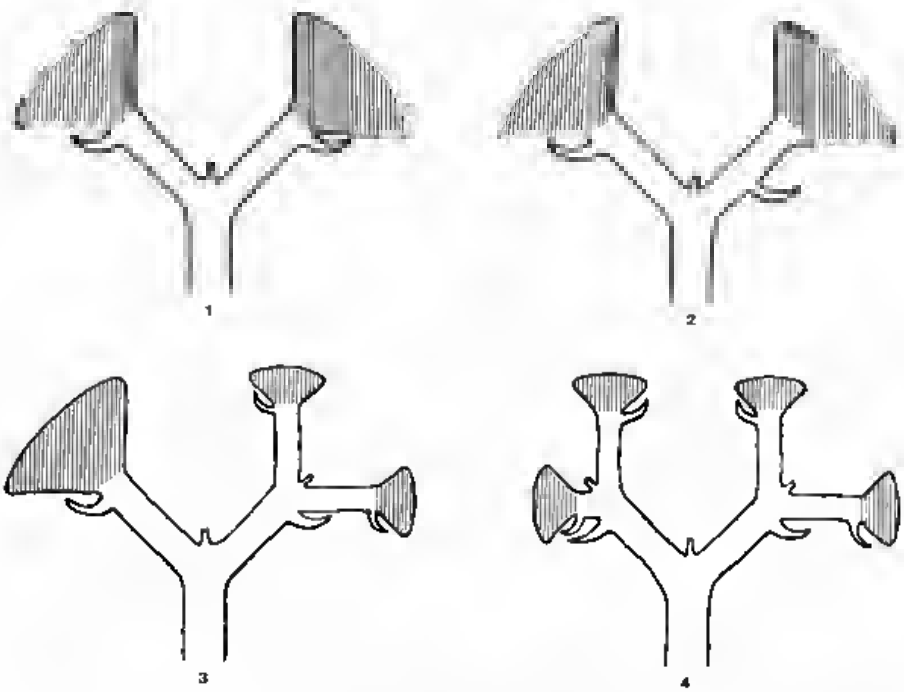
LES FEUILLES

Celles du type ont une marge entière ou subentière. Quelques récoltes (1, 3, 7, 8) présentent une denticulation nette, bien que fine, de la moitié distale du limbe; entre ces deux situations existent des spécimens dont la marge est vaguement crénelée (5, 6). Les dimensions du limbe varient régulièrement entre 132-150 × 44-50 mm (1) et 65-104 × 19-32 mm (5). La forme du limbe est variable : ovée-elliptique, elliptique, elliptique-oblongue, oblongue; ces variations se trouvent souvent réunies sur le même échantillon. La texture, la couleur, la nervation et les stipules sont conformes au type.

L'INFLORESCENCE. — Pl. 1.

Le pédoncule inflorescentiel, long de 10-13 mm sur le type, peut dépasser 20 mm (2). La recaulescence de la bractée axillante est parfois incomplète : elle est quelquefois insérée au milieu de l'axe d'ordre 2 (1). Cependant, la variation à la fois la plus spectaculaire et la plus intéressante observée sur certaines récoltes (2, 7), est le développement plus ou moins accusé de quelques-uns (rarement de tous) des axes d'ordre 3 sur une même cyme; l'existence de cette variation suggère les deux hypothèses suivantes :

— cette variation traduit le jeu de deux groupes de processus anta-



Pl. 1. — Schéma de l'inflorescence de **Comiphyton gabonense** J.-J. Floret : **1**, type; **2**, spécimen (1); **3**, spécimen (2); **4**, spécimen (7). Les zones condensées sont hachurées.

Source : MNHN, Paris

gonistes : l'un tendant à la condensation, l'autre à la « décondensation » de l'inflorescence;

— la situation de l'inflorescence de *Comiphyton* est à considérer au sein de la tribu des *Macarisieæ*, comme une configuration transitoire, moyenne et mal fixée.

Afin d'illustrer cette façon de voir, je propose de figurer les relations typologiques existant entre les différents genres de cette tribu en considérant deux critères principaux :

— le degré de condensation de l'inflorescence;
— l'abondance des fleurs à chaque aisselle.

Degré de condensation \ Nombre de fleurs par aisselle	2-4(-6)	5-7	9-15	Le plus souvent > 20
IV	*Cassipourea :* ssg. *Lasiosepalum* ssg. *Cassipourea*			*Cassipourea :* ssg. *Dactylopetalum*
III	*Cassipourea :* ssg. *Weihea*			
II	*Sterigmapetalum*		*Comiphyton*	
I		*Macarisia*	*Blepharistemma*	*Anopyxis*

I = Inflorescences ne présentant aucun signe de condensation.
II = Inflorescences présentant des signes de condensation au niveau des ramifications d'ordre supérieur à 2 ou 3.
III = Fleurs apparemment fasciculées, mais en fait portées par un axe très court (2 mm au maximum) qui peut parfois porter l'ébauche de 2 axes secondaires.
IV = Fleurs fasciculées (portées sur des « nodoïdes » axillaires, parfois spectaculaires dans le cas du ssg. *Dactylopetalum*).

Selon cette manière de voir, il conviendrait de distinguer le sous-genre *Dactylopetalum* des autres sous-genres de *Cassipourea :* une réhabili-

Source : MNHN, Paris

tation du genre *Dactylopetalum* est à envisager. Il y aurait lieu d'étudier la structure des « nodoïdes » axillaires et leur morphogenèse afin de voir dans quelle mesure on ne peut pas les considérer comme un caractère de surévolution.

LA FLEUR

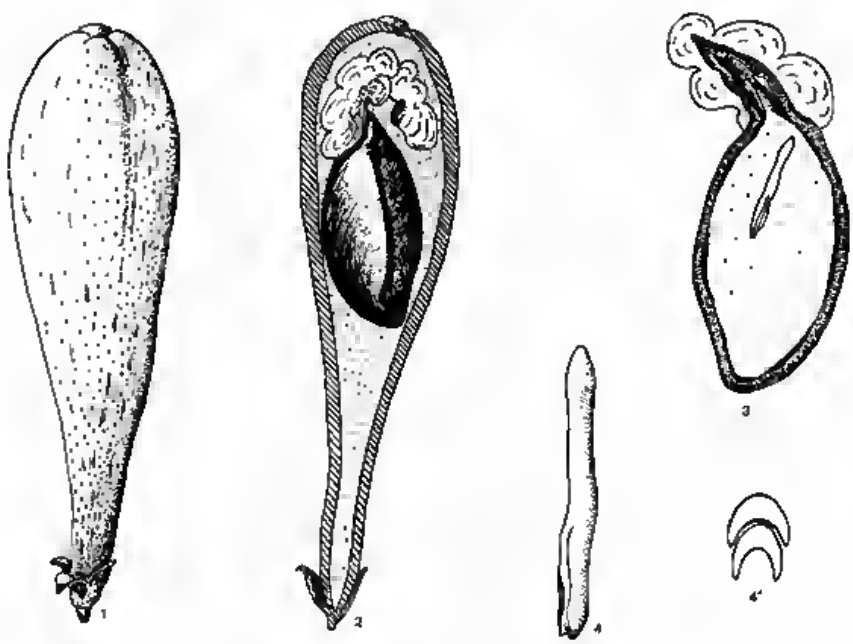
L'observation des boutons floraux (7) confirme l'hétérodynamie de l'androcée : les filets opposés aux pétales sont beaucoup plus longs que ceux opposés aux sépales; ces différences s'estompent avec l'âge de la fleur (2) ainsi que celles constatées au niveau de la collerette staminale. Les aiguillons qui ornent la partie distale des étamines ont été retrouvés (2), mais ils sont parfois absents (5). La structure de l'ovaire et le mode de placentation sont confirmés (2, 5).

Les caractères de l'androcée rapprochent *Comiphyton* des genres *Macarisia, Blepharistemma, Sterigmapetalum* et du sous-genre *Dactylopetalum.*

L'ovaire est d'un type proche de celui du genre *Blepharistemma* et du sous-genre *Dactylopetalum.*

LE FRUIT. — Pl. 2.

Deux spécimens zaïrois (2, 7) présentent des fruits mûrs : ils sont obovoïdes-piriformes et atteignent une longueur de 18-20 mm et un dia-



Pl. 2. — **Comiphyton gabonense J.-J.** Floret : **1,** fruit mûr entier (× 3); **2,** fruit ouvert montrant la graine mûre (× 3); **3,** position de l'embryon; **4,** embryon entier (× 10); **5,** coupe transversale des cotylédons.

Source : MNHN, Paris

mètre maximum d'environ 5 mm; le sillon médian est presque totalement estompé : aucune ligne de moindre résistance ne permet de penser, contrairement à ce que j'ai écrit, que de tels fruits sont déhiscents.

La rareté du matériel ne m'a pas permis d'ouvrir plus de deux fruits : l'un (2) montre d'un côté de la cloison, deux graines également développées mais presque vides et de l'autre côté, deux graines avortées pratiquement réduites à l'arille; l'autre (7) contient trois graines avortées et une graine mûre longue de 8 mm, épaisse de 3,5 mm, dont le tégument brun noirâtre épais et granuleux, peu adhérent à l'albumen, se prolonge au pôle d'insertion par un bec de 2 mm sur lequel s'insère l'arille libre plurilobé et translucide. La lacune de résorption de la cloison, visible sur le type, n'existe pas sur les fruits zaïrois : la cloison, bien que très mince, est entière.

L'embryon a pu être isolé de cette même graine : noyé dans un albumen abondant, jaunâtre, 2,5 × 6 mm, il se présente comme un bâtonnet long de 2,5 mm, épais d'environ 0,5 mm, sur lequel on distingue une radicule orientée vers l'arille et deux cotylédons étroits formant deux gouttières charnues, emboîtées l'une dans l'autre et n'excédant pas le tiers de la longueur totale de l'embryon : ils ne sont donc ni minces ni foliacés, comme il m'avait semblé les voir sur le type.

Je pense qu'il est nécessaire d'apporter à la description latine les deux amendements suivants :

Comiphyton gabonense J.-J. Floret :

1° à « *dissepimento... partim deleto* » ajouter « *vel integro* »...;

2° remplacer « *cotyledonibus... tenuissimis(?)* » par « *embryone terete, cotyledonibus angustis carnosis conduplicatis* ».

En considérant le nombre de loges de l'ovaire et le mode de déhiscence du fruit, les différents genres s'ordonnent selon le tableau ci-contre.

Il n'est pas sans intérêt de noter que les genres *Macarisia*, *Anopyxis* et *Sterigmapetalum*, déjà si proches par le fruit, possèdent des graines tout à fait semblables, caractérisées par un arille brun opaque, papyracé, falciforme, beaucoup plus long que le corps séminal et développé selon le plan sagittal de celui-ci. Par ailleurs, la séparation du ssg. *Dactylopetalum* des autres sous-genres de *Cassipourea* confirme ce que montrait le précédent tableau : la réhabilitation du genre de BENTHAM est à envisager.

ASPECTS PHYTOGÉOGRAPHIQUES

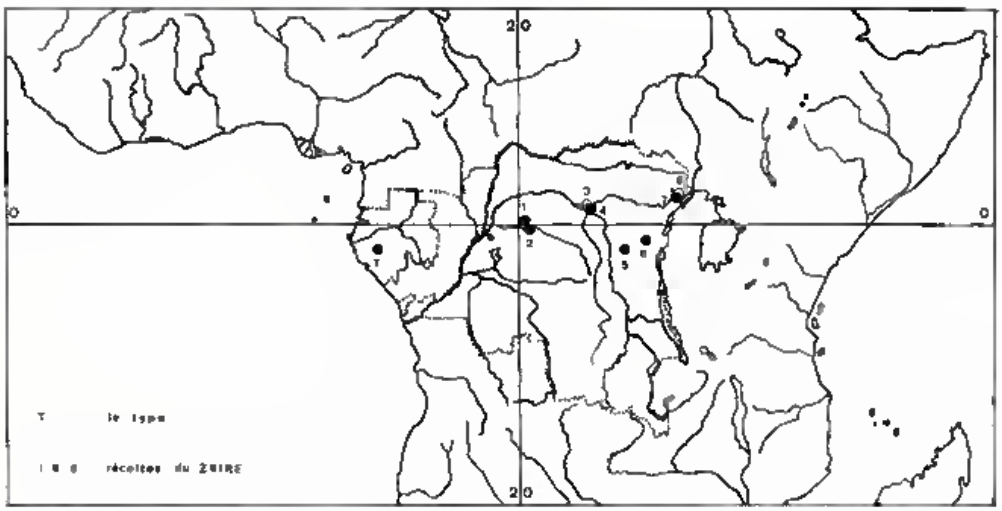
Avec les récoltes du Zaïre, la répartition actuellement connue de *Comiphyton gabonense* s'étend du Gabon jusqu'à la région du Lac Albert à l'intérieur d'une bande assez étroitement équatoriale (entre 2° N et 2° S); il doit donc être recherché dans tout le forestier central zaïrois, au Nord de la République du Congo (ex Congo-Brazzaville) et dans l'Est du Gabon (Pl. 3).

Source : MNHN, Paris

Déhiscence / Nombre de loges dans l'ovaire	Fruits indéhiscents ou a déhiscence loculicide (?)	Fruits a déhiscence septicide			
		Cloisons complètes		Cloisons interrompues dans la moitié supérieure	
		3 valves	3(-4) valves	5 valves	6 valves
2(-3)	*Comiphyton* *Cassipourea* ssg. *Dactylopetalum*				
(2-)3	(*Blepharistemma*) (???)[1]				
3		*Cassipourea* ssg. *Lasiosepalum* ssg. *Cassipourea*			
3(-4)			*Cassipourea* ssg. *Weihea*		
5				*Macarisia* *Anopyxis*	
6					*Sterigmapetalum*

1. Le fruit de ce genre m'est inconnu.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Comiphyton gabonense** J.-J. Floret : répartition géographique des récoltes.

Les altitudes de récoltes parfois notées sont de 510 m (5), 920 m (6), 1 300-1 400 m (7) : il s'agit donc de plantes de basse et moyenne altitude. Exclusivement forestières, semble-t-il, on les rencontre aussi bien dans les formations primaires (8) que dans les formations secondaires (4, 5), même récentes (3). Le type de forêt mentionné est la forêt dense semi-caducifoliée (1, 2, 6) et certains récolteurs donnent quelques précisions floristiques telles que : *Cynometra alexandri*, *Gilbertiodendron dewewrei*, *Grossera multinervis*, *Jubernardia seretii*, *Scorodophleus sp.*, *Staudtia gabonensis*, *Khaya anthotheca*.

Au sein de ces formations hautes et fermées, *Comiphyton* est apparu

Nom local	Langue locale	Localité
mukobiakima (6)	Kinyanga	Kembe (Terr. Walikale)
mbudza = *mbudja* (5)	Kirega	Km 89, route Shabunda-Kasese
inaolo a libisa (3, 4)	Turumbu	Yangambi
kakalabenga (2)	?	Bongoy (Terr. Boende)

Source : MNHN, Paris

à certains comme un « arbuste sciaphile » (8) « assez abondant par place » (3, 4).

NOMS EN LANGUES LOCALES

Je donne ces noms, tels qu'ils ont été notés par les récolteurs, dans la mesure oú ils peuvent permettre de retrouver de nouveaux spécimens de ce taxon qui mérite à bien des égards une étude plus approfondie.

CONCLUSIONS

— Le genre africain *Comiphyton* demeure monospécifique.

— Décrit du Gabon, ce genre est présent au Zaïre jusque dans la région du Lac Albert; la distribution géographique des échantillons est étroitement équatoriale.

— Il peut atteindre la taille d'un arbre de deuxiéme grandeur; probablement sciaphile, il vit dans le sous-bois des forêts denses semi-caducifoliées, notamment celles à *Cynometra-Khaya* du forestier central zaïrois.

— Son port caractérisé par un fût droit, des branches et des rameaux plagiotropes, a été comparé à celui d'un *Tricalysia*.

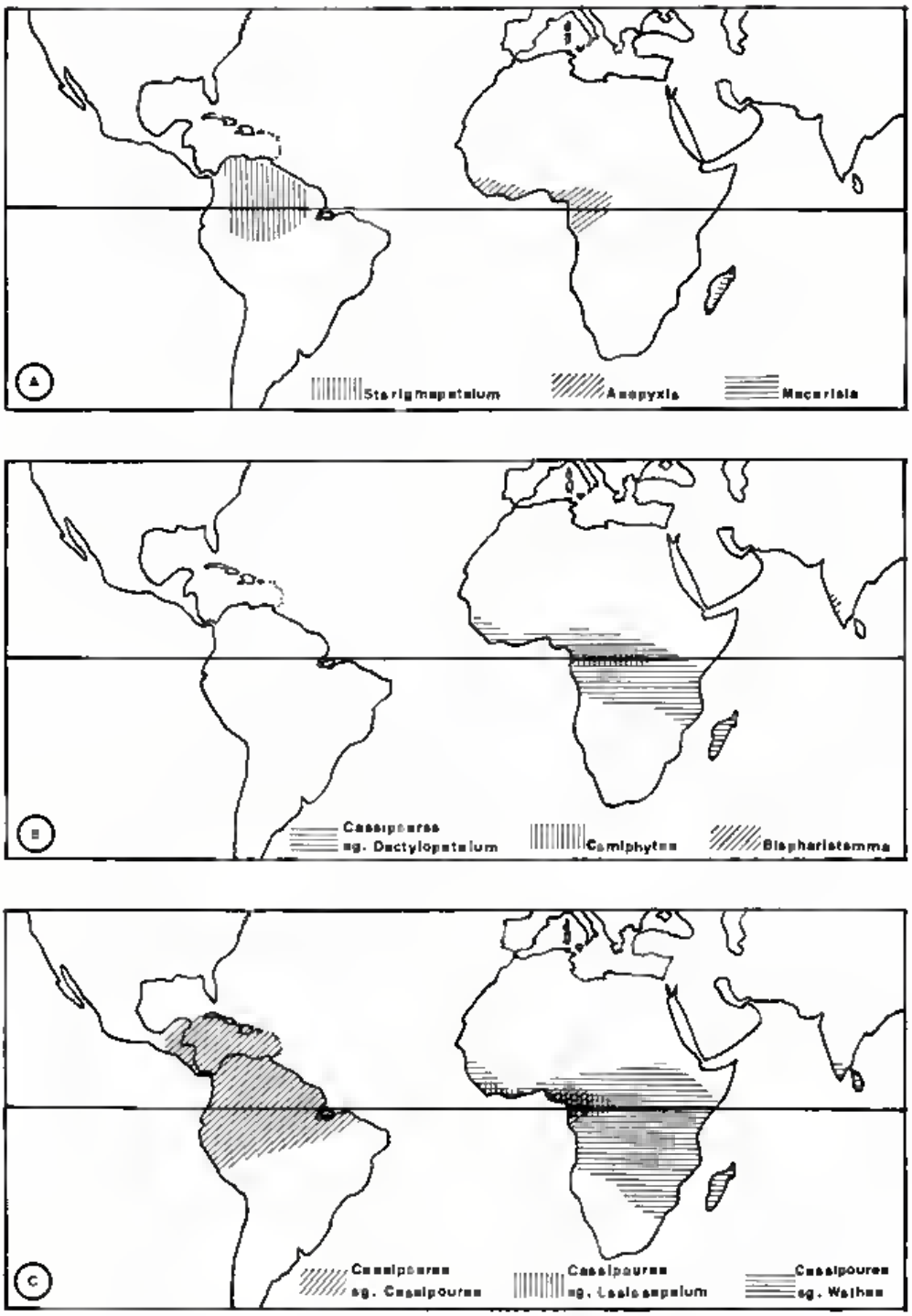
— L'analyse du matériel zaïrois confirme l'étude du type, précise la variation de certains caractères et apporte des données nouvelles sur le fruit mûr, la graine et l'embryon qui ont conduit à émender la description latine de ce genre.

Au cours de cette étude, j'ai considéré plus particulièrement certains caractères inflorescentiels, floraux et carpologiques et leurs variations, non seulement dans le cadre limité d'un genre, mais dans celui de toute la tribu des *Macarisieæ*. Ces considérations m'ont conduit à figurer deux systèmes de relations typologiques possibles qui, ensemble, contribuent à préciser les affinités au sein de cette tribu. Ainsi, je propose de distinguer les trois groupes suivants :

A. — Le groupe *Macarisia-Anopyxis-Sterigmapetalum:* caractérisé par un calice en tube dont les lobes ± étalés correspondent au 1/3 de la hauteur totale, par un ovaire à 5 ou 6 loges, un fruit déhiscent à 5 ou 6 valves et par des graines à arille falciforme rigoureusement semblables dans les trois genres; ce groupe me semble le plus archaïque et *Macarisia* paraît être le moins évolué des trois membres.

B. — Le groupe *Blepharistemma-Comiphyton-Cassipourea* ssg. *Dactylopetalum:* caractérisé par un calice en tube cylindrique dont les lobes dressés correspondent au 1/3 de la hauteur totale, par un ovaire à 2 (-3) loges et un fruit indéhiscent; il est difficile de saisir une direction évolutive dans ce groupe tant que *Blepharistemma* ne sera pas mieux connu.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Répartition géographique des 3 groupes de Macariseæ (A, B, C) et de leurs taxons respectifs.

Source : MNHN, Paris

C. — Le groupe *Cassipourea* ssgg. *Weihea-Cassipourea-Lasiosepalum* caractérisé par un calice cupuliforme, dont les lobes étalés en étoile correspondent aux 2/3 de la hauteur totale, par un ovaire à 3 (-4) loges et un fruit déhiscent par 3 (-4) valves. Dans ce groupe, une direction évolutive est nettement perceptible : réduction jusqu'à l'extrême des ramifications inflorescentielles, réduction du nombre des fleurs, augmentation considérable du nombre des étamines; le membre le plus primitif serait *Weihea* et le plus évolué *Lasiopetalum*.

Ma conception actuelle de la tribu des *Macarisieæ* conduit à exclure du genre *Cassipourea*, tel que l'a compris ALSTON, le ssg. *Dactylopetalum* et à réhabiliter le genre créé par BENTHAM; elle atteste aussi le bien-fondé de la réunion des trois autres sous-genres qui constituent, à mon avis, une unité tout à fait naturelle.

Il n'est pas encore actuellement possible de construire une hypothèse phylogénique solide pour l'ensemble des *Macarisieæ :* trop de points demeurent encore obscurs, tels que le fruit, la graine et l'embryon de *Blepharistemma*, la nature exacte des « nodoïdes » axillaires de *Dactylopetalum*, les données anatomiques et palynologiques insuffisantes, etc. Je suis convaincu que cette tribu constitue un domaine d'étude phylogénique privilégié car il s'agit d'un groupe à la fois restreint, cohérent et assez diversifié dont la distribution géographique (Pl. 4) est à elle seule déjà digne d'intérêt.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

ALSTON, A. H. G. — Revision of genus *Cassipourea*, Kew Bull. : 241-276 (1925).

BENTHAM, G. — Synopsis of *Legnotideæ... Rhizophoraceæ*, Journ. proc. Lin. Soc. **3** : 65-80 (1858).

FLORET, J.-J. — *Comiphyton*, genre nouveau Gabonais, Adansonia, ser. 2, **14** (3) : 499-506 (1974).

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Masson, Paris (1970).

MELCHIOR, H., *in* A. ENGLER, Syllabus der Pflanzenfamilien : 357-359 (1964).

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 51-60, 1976.

RÉVISION DES *RAUVOLFIA* DE NOUVELLE-CALÉDONIE

par P. BOITEAU, L. ALLORGE & T. SÉVENET

RÉSUMÉ : Le genre *Podochrosia* Baillon est en réalité un *Rauvolfia* parasité par un Insecte, Diptère de la famille des *Cecydomyiidæ*. Il est donc nul conformément aux régles de la Nomenclature. Deux espèces et deux variétés nouvelles de *Rauvolfia* sont décrites.

SUMMARY: The genus *Podochrosia* Baillon is, in fact, a *Rauvolfia* parasited by an Insect, Diptera, *Cecydomyiidæ*. According to the rules of Nomenclature, this genus is invalid. Two new species and two new varieties of *Rauvolfia* from New Caledonia are described.

RAPPEL HISTORIQUE

En 1870, MUELLER D'ARGOVIE (4) décrit le genre *Heurckia* et son espèce-type : *H. semperflorens* Muell. Arg. L'année suivante, dans ses *Observationes botanicæ et descriptiones Plantarum novarum herbarii van Heurckiani* (5), ce même auteur décrit *H. viridis* Muell. Arg., qui n'est, en fait, qu'une variété de l'espèce précédente.

En 1897, K. SCHUMANN (10) intègre abusivement le genre *Heurckia* aux *Gynopogon*, c'est-à-dire aux *Alyxia*.

Rappelons que les *Alyxia* ont des fruits toruleux. Même lorsque l'un de leurs méricarpes est réduit à un seul élément monosperme, son endocarpe n'est jamais comprimé comme celui des *Heurckia*. Quant à la fleur, elle présente, chez *Heurckia* comme chez *Rauvolfia*, un disque libre, entourant la base de l'ovaire et un style articulé sur les carpelles, caractères qu'on ne trouve jamais chez les *Alyxia*.

C'est SCHLECHTER (9), en 1906, qui fait pour la première fois du genre *Heurckia* un synonyme de *Rauvolfia* L. Il sera suivi à l'avenir par tous les systématiciens. PICHON (6), RAO (8) et WOODSON (11) ne considèreront plus qu'une section *Heurckia* au sein du grand genre pantropical *Rauvolfia*. La présence de cette section originale et endémique du genre en Nouvelle-Calédonie, alors que l'Australie ne compte que des espèces américaines naturalisées, est très digne d'être notée.

SCHLECHTER (9) récolte aussi une nouvelle espèce, qu'il ne voit qu'en fleurs, ce qui l'amène à l'attribuer au genre *Alstonia*: *A. schumanniana* Schlechter. C'est cette même espèce que COMPTON récolte ultérieurement

Source : MNHN, Paris

en fruits et qui sera décrite par S. MOORE (3) en 1921 sous le nom de *Rauvolfia suaveolens* S. Moore.

Enfin, GUILLAUMIN (2) décrit un *Rauvolfia linearisepala* Guill., qui n'est, en fait, qu'une sous-espèce du précédent.

LA QUESTION DU GENRE *PODOCHROSIA* BAILLON

Avant de passer à l'énumération des espèces du genre *Rauvolfia*, il est indispensable de régler un problème : l'existence du genre *Podochrosia* qui serait propre à la Nouvelle-Calédonie.

C'est en 1889 que BAILLON (1) décrit à partir de l'échantillon *Balansa 224*, P, le prétendu *Podochrosia* et l'espèce *Podochrosia balansæ* H. Baillon. Rappelons ce qu'il écrit alors, après avoir donné les caractères de l'appareil végétatif :

« L'inflorescence, subterminale, a un long pédoncule nu que surmonte un faux corymbe de quelques cymes, à fleurs pourvues d'un pied épais, obconique, claviforme, articulé à sa base. Les sépales sont imbriqués et unis par leur base empâtée. La corolle est tordue de façon à ce que les bords gauches de ses lobes soient recouvrants. Il y a sur la corolle, cinq étamines à anthères de *Plumeria*, et le réceptacle est concave comme dans un *Thevetia;* de sorte que l'ovaire est en partie infère. Là ses deux carpelles sont unis entre eux, et dans chaque loge il y a deux ovules collatéraux et descendants : le micropyle extérieur et supérieur. Le style est court, conique, avec deux lobules apicaux. Le fruit est charnu et indéhiscent, formé de deux carpelles ou d'un seul par avortement. Nous ne l'avons pas vu mûr et nous ne savons pas s'il sera jusqu'au bout une baie. »

Le « pied épais » des fleurs, la « base empâtée » des sépales, le réceptacle concave, l'ovaire en partie infère, le style court, on pourrait ajouter anormalement juvénile, sont autant de caractères qu'on trouve fréquemment réunis sur les fleurs parasitées des Apocynacées.

GUILLAUMIN y avait bien pensé puisqu'il écrit (2, p. 362) :

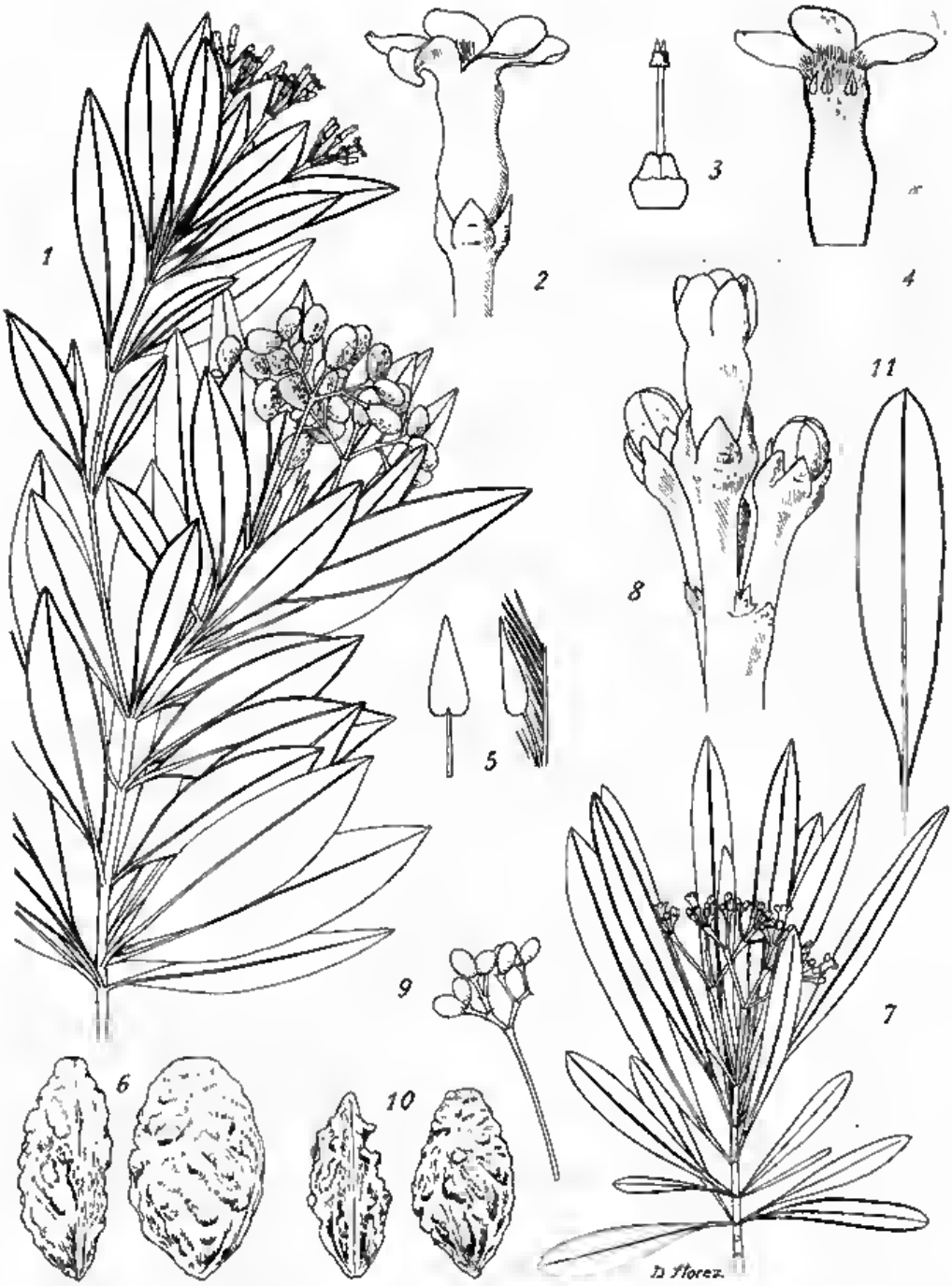
« Le genre monospécifique *Podochrosia* a été décrit comme ayant des fleurs... à pédicelle épaissi et se dilatant insensiblement jusqu'au calice... L'échantillon *Rouy* (*Franc 1624*, série A) présente à la fois de telles fleurs et d'autres portées par un pédicelle assez grêle, long de 2-3 mm, bien distinct du calice... On peut donc se demander, malgré leur fréquence, si les fleurs à gros pédicelle et paraissant sessiles ne sont pas parasitées par un Cryptogame, d'autant que la base de la corolle et les étamines des fleurs à gros pédicelle sont colorées en noir. »

Quant à PICHON (7), tout en maintenant le genre *Podochrosia*, il note :

« On sait que le renflement des pédicelles et l'empâtement du réceptacle de l'échantillon-type, qui valent au genre son nom, sont accidentels. L'ovaire, adhérent à la base dans cet échantillon, est parfaitement supère dans les fleurs non parasitées. »

Grâce aux riches matériaux récoltés notamment par les missions

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Rauvolfia semperflorens** (Muell. Arg.) Schlechter var. **semperflorens** : **1**, rameau fertile (*Balansa 226 a*) × 2/3; **2**, fleur (*Sévenet 408*) × 7; **3**, gynécée × 7; **4**, coupe du tube de la corolle × 7; **5**, anthère vue de dos et de profil × 18; **6**, endocarpe du fruit × 4. — var. **viridis** (Muell. Arg.) Boiteau : **7**, rameau fleuri (*MacKee 18375*) × 2/3; **8**, cyme élémentaire (*Sévenet 420*) × 7; **9**, fruits (*MacKee 18375*) × 2/3; **10**, endocarpe du fruit × 4. — var. **insularis** Boiteau : **11**, feuille (*Virot 1434*) × 2/3.

Source : MNHN, Paris

franco-suisses (GUILLAUMIN, BAUMANN-BODENHEIM et HÜRLIMANN) et par H. S. MCKEE, nous avons acquis la certitude que *Balansa 224* est tout simplement un exemplaire parasité de *Rauvolfia linearisepala* Guill.

De nouveaux matériaux de cette monstruosité récoltés tant par H. S. MCKEE que par l'un de nous (T. S.) et expédiés frais par avion ont pu être étudiés au Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris par M. BÉNARD. Ils ont livré des larves et nymphes d'un Diptère de la famille des *Cecydomyiidæ*, insecte minuscule et probablement nouveau qui est à l'origine des malformations constatées. La description de l'espèce n'a pu être effectuée jusqu'ici faute de connaître les adultes.

Cette parasitose paraît très spécifique. Les deux espèces nouvelles que nous décrivons ci-dessous en sont exemptes. Nous avons récolté depuis lors, sur *R. semperflorens* var. *semperflorens*, au lieu-dit le col des Dalmates, une galle florale, mais d'un caractère tout différent et certainement due à un autre parasite. Par contre, on rencontre la parasitose sur les trois taxons que nous rattachons à *Rauvolfia schumanniana* (Schlechter) Boiteau. Elle est particulièrement abondante sur la sous-espèce *linearisepala;* dans une forêt située sur la rive gauche de la Rivière Bleue, le 23 octobre 1975, tous les échantillons vus appartenant à cette sous-espèce étaient parasités. C'est une des raisons pour lesquelles nous ne croyons pas pouvoir la distinguer spécifiquement de *R. schumanniana.*

Podochrosia balansæ Baillon est donc une forme monstrueuse de *Rauvolfia schumanniana* (Schlechter) Boiteau et le genre *Podochrosia* doit être tenu pour nul.

ESPÈCES, SOUS-ESPÈCES ET VARIÉTÉS DES *RAUVOLFIA* NÉO-CALÉDONIENS

1. **Rauvolfia semperflorens** (Muell. Arg.) Schlechter. — Pl. 1.

Bot. Jahrb. **39** : 239 (1906).

Cette espèce doit être comprise comme comprenant trois variétés :

var. **semperflorens**

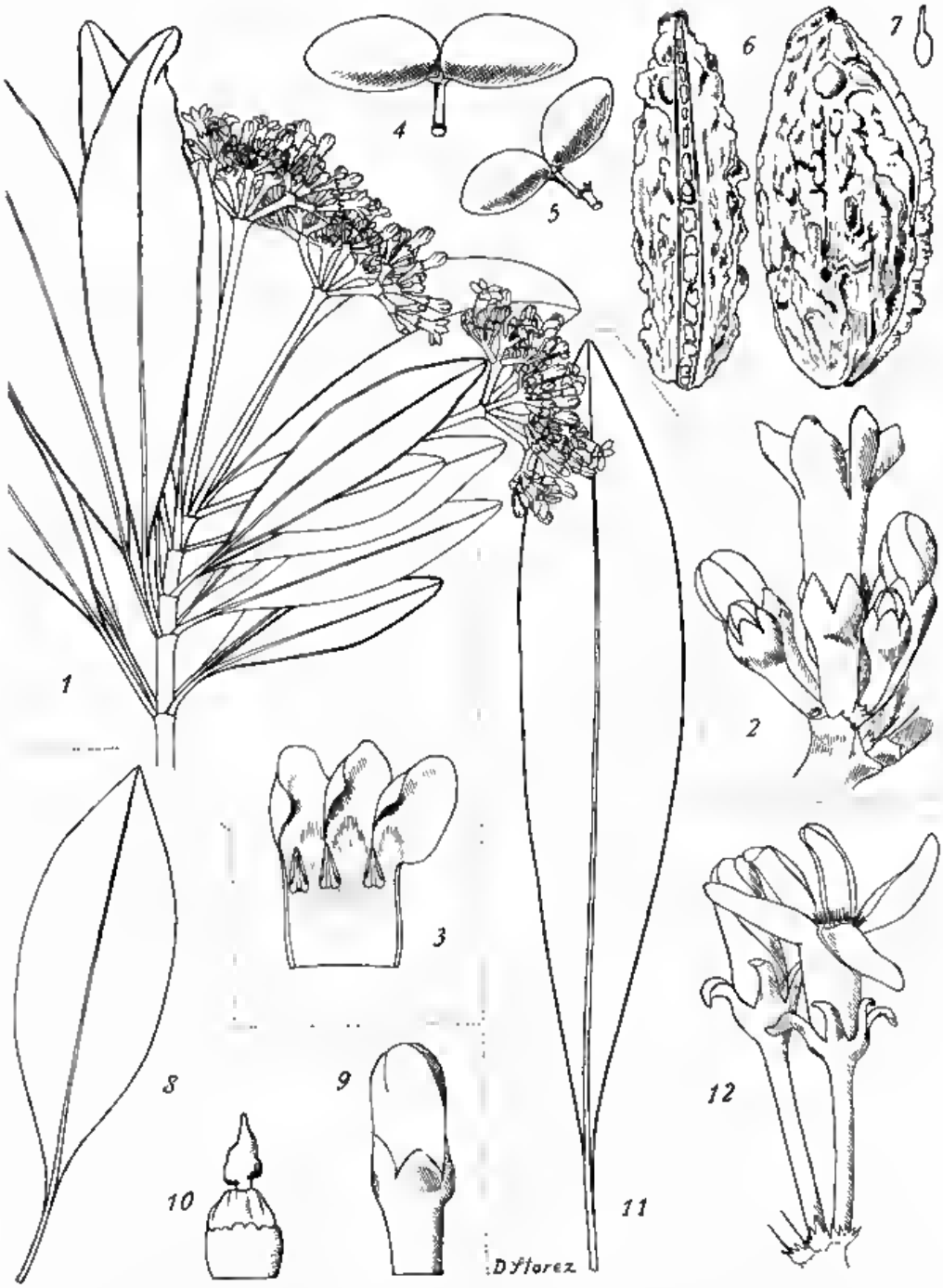
— *Heurckia semperflorens* MUELL. ARG., Flora **53** : 169 (1870); Observ. Bot. : 140 (1871).
— *Gynopogon semperflorens* (MUELL. ARG.) K. SCHUMANN *in* ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. **4** (3) : 151 (1897).
— *Alyxia semperflorens* « (MUELL. ARG.) PANCHER ex O. KUNTZE » *fide* GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. Fr. **88** : 361 (1941) (« *Alynia* » sphalm.).

LECTOTYPE : *Vieillard 917*, P.

var. **viridis** (Muell. Arg.) Boiteau, *comb. nov.*

— *Heurckia viridis* MUELL. ARG., Observ. Bot. : 205 (1871).
— *Rauvolfia viridis* (MUELL. ARG.) GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. Fr. **88** : 361 (1941) [*non Rauvolfia viridis* ROEM. & SCH., Syst. Veg. **4** : 805 (1819)], **syn. nov.**

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Rauvolfia schumanniana** (Schlechter) Boiteau subsp. **schumanniana** var. **schumanniana** : **1,** rameau fleuri (*Compton 1478*) × 2/3; **2,** cyme élémentaire (*Sévenet 411*) × 4; **3,** fragment du tube de la corolle × 4; **4,** fruit (*Veillon 1294*) × 2/3; **5,** fruit (*Sévenet 411*) × 2/3; **6,** endocarpe du fruit (*Sévenet 411*) × 8/3; **7,** embryon (*Sévenet 411*) × 2/3. — var. **basicola** Boiteau : **8,** feuille (*Sévenet 890*) × 2/3; **9,** bouton floral × 4; **10,** gynécée × 8 — subsp. **linearisepala** (Guillaumin) Boiteau : **11,** feuille (*Petit 141*) × 2/3; **12,** fragment de cyme (*Le Rat 2785*) × 4.

Source : MNHN, Paris

— *Alyxia serpentina* S. MOORE, Journ. Linn. Soc., Bot. **45** : 359 (1921), **syn. nov.**

TYPE : *Vieillard 2971* (holo-, K; iso-, P).

Variété localisée sur les terrains serpentineux.

var. **insularis** Boiteau, *var. nov.*

Frutex ca. 1 m altus. Folia 3-natim verticillata, oblonga, apice rotundata, mucronata, usque ad 7-8 × 1,6 cm, rigide coriacea, basi sensim in petiolum circa 1 cm longum attenuata.

TYPE : *Virot 1434* (holo-, P).

Variété endémique de l'île des Pins.

2. **Rauvolfia schumanniana** (Schlechter) Boiteau, *comb. nov.* — Pl. 2.

Si l'on veut, comme il semble souhaitable, rester en harmonie avec les conceptions de RAO (**8**), dans son excellente révision des *Rauvolfia* américains, il paraît nécessaire d'incorporer à cette espèce, en tant que sous-espèce, *R. linearisepala* Guillaumin. Les différences portent sur la forme du calice et des lobes de la corolle, alors que les autres caractères floraux restent très voisins, de même que les fruits. Par ailleurs, comme nous l'avons dit, un même parasite, qui semble très spécifique, vit aux dépens des deux sous-espèces, à l'exclusion de tout autre *Rauvolfia* néo-calédonien.

Nous sommes donc amenés à reconnaître deux sous-espèces :

subsp. **schumanniana**

— *Alstonia schumanniana* SCHLECHTER, *in* ENGLER Bot. Jahrb. **39** : 236 (1906).
— *Rauvolfia suaveolens* S. MOORE, Journ. Linn. Soc., Bot. **45** : 357 (1921), **syn. nov.**
Type : *Compton 1478*, BM, P.

Bien qu'assez variable, cette sous-espèce est bien caractérisée par son calice à dents deltoïdes, toujours appliquées sur la base de la corolle.

Nous y reconnaissons deux variétés :

var. **schumanniana**

TYPE : *Schlechter 15442* (holo-, Z; iso-, P).

Dents du calice régulièrement deltoïdes, épaisses, à bords coupés abruptement, sans partie amincie. Spéciale aux sols de décomposition des schistes et micaschistes, à moyenne et haute altitude.

var. **basicola** Boiteau, *var. nov.*

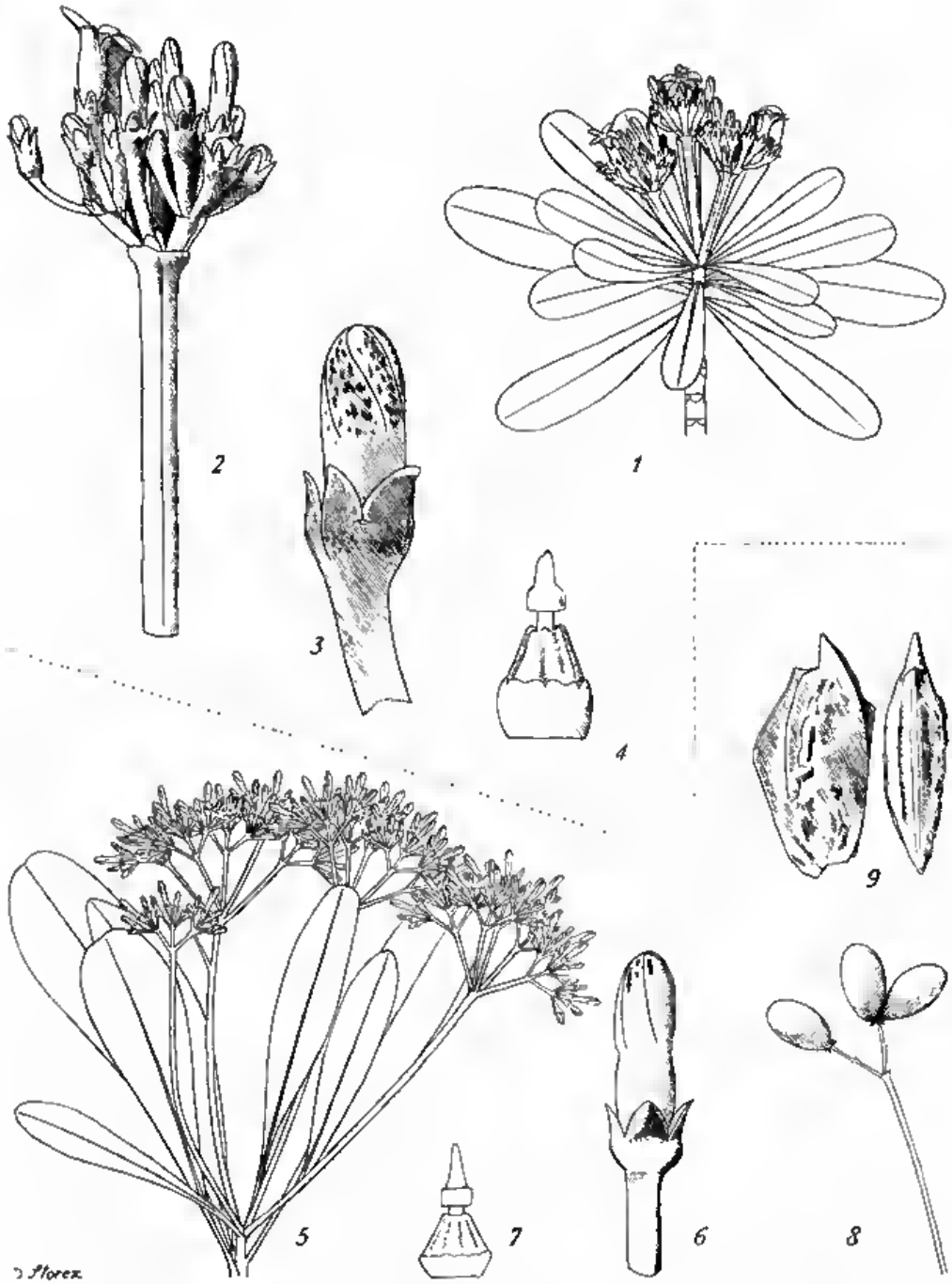
A typo differt dentibus calycis irregulariter deltoideis, apice tenuatibus, pellucidibus.

TYPE : *Sévenet 890*, Mont Do (holo-, P).

Diffère du type par les dents du calice irrégulières, amincies et plus ou moins translucides à leur sommet. Elle ne se rencontre que sur les sols ultrabasiques : serpentines ou péridotites.

AUTRE MATÉRIEL : *Veillon 2039*, *Sévenet 1071*, Mont Do.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Rauvolfia spathulata** Boiteau : **1,** rameau fleuri × 2/3 (*Sévenet 1154*); **2,** inflorescence × 2 (*Sévenet 479*); **3,** bouton floral × 4; **4,** gynécée × 8. — **Rauvolfia sevenetii** Boiteau : **5,** rameau fleuri × 2/3 (*MacKee 19039*); **6,** bouton floral × 4 (*Sévenet 2465*); **7,** gynécée × 8; **8,** fruits × 2/3 (*Sévenet 2465*); **9,** endocarpe de face et de profil × 3.

Source : MNHN, Paris

subsp. **linearisepala** (Guillaumin) Boiteau, *comb. nov.*

— *Rauvolfia linearisepala* GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. Fr. **88** : 361 (1941).

LECTOTYPE : *Le Rat 177*, Mont Dzumac, P.

Caractérisée par les dents du calice étroites et aiguës, récurvées vers l'extérieur et donc non appliquées sur la base de la corolle; les lobes de la corolle sont également plus longs et plus étroits. Cette sous-espèce est localisée sur les sols ferrallitiques résultant de la décomposition des péridotites, dans le sud de l'île, à altitude relativement basse.

3. **Rauvolfia spathulata** Boiteau, *sp. nov.* — Pl. 3.

Frutex, circa 1,50 m altus. Folia 4-5-natim verticillata, coriacea, ad extremitates ramorum dense disposita. Lamina spathulata, apice late rotundata, basi longe attenuata, margine sæpe revoluta, 5-7 × 1,3-2 cm, breviter petiolata, petiolo 0,2-0,5 cm longo. Inflorescentiæ terminales, pedunculis ca. 2 cm longis, crassis. Calyx irregulariter campanulatus, lobis ovatis, margine pellucidis. Corollæ tubus cylindricus, 3 mm longus, lobis ellipticis, externe punctatis.

TYPE : *Sèvenet 479*: Montagne des Sources, vers 900 m alt., en forêt ombrophile claire, sur dunnite (holo-, P).

C'est un arbuste à rameaux grêles et feuillés seulement dans leur partie terminale sous couvert forestier; mais dans le maquis adjacent, il peut être réduit à un sous-arbrisseau ne dépassant pas 50-60 cm de hauteur. Très distinct par ses feuilles coriaces, spatulées, densément groupées à l'extrémité des rameaux, et par ses fleurs, souvent irrégulières, surtout à la périphérie des cymes, à calice mal appliqué sur la corolle; ponctuations des lobes de la corolle très distinctes sur le frais, plus difficiles à apercevoir en herbier.

4. **Rauvolfia sevenetii** Boiteau, *sp. nov.* — Pl. 3.

Frutex, circa 1,50 m altus. Folia 4-natim verticillata, lanceolata vel oblongo-lanceolata, usque ad 11 × 2,5 cm, rigida, apice obtusa, basi sensim in petiolum attenuata, petiolo 0,5-0,8 cm longo. Inflorescentiæ terminales, pedunculis multifloris 6-7 cm longis. Calyx campanulatus, lobis ovatis, magnis, tenuibus sed non pellucidis, apice acutis. Corollæ tubus parum inflatus, 3 mm longus; lobis ellipticis. Drupa ovoidea.

TYPE : *MacKee 19039*, Port-Boisé vers 50 m alt., sur alluvions serpentineuses (holo-, P).

AUTRE MATÉRIEL : *Hurlimann 3093*, Pentes de la vallée de Yaté, en bas de la cascade, Z; *Sèvenet 246*, en bas du col de Port-Boisé (même station que *MacKee 19039*, récolté pour l'étude chimique), P.

Se distingue, en jeunes boutons, par la préfloraison ouverte de son calice, dont les grandes dents sont déjà bien distinctes. Les lobes de la corolle sont parfois très discrètement ponctués au sommet, sur le frais. L'espèce se distingue nettement de la précédente par son habitat, son port toujours très ramifié dès la base et les pédoncules des inflorescences toujours plus longs et plus grêles. Les fleurs ne sont jamais irrégulières, même à la périphérie des cymes.

Source : MNHN, Paris

CLÉ DES *RAUVOLFIA* DE NOUVELLE-CALÉDONIE

1. Feuilles verticillées par 3 (quelquefois par 4 à la base des rameaux chez les var. *viridis* et *insularis*). Style atteignant 1 fois ½ la hauteur de l'ovaire. Endocarpe petit, ne dépassant pas 7 mm de longueur ..... 1. *R. semperflorens*
   2. Feuilles nettement discolores, glauques à la face inférieure; lancéolées, aiguës au sommet, 5,5-6 × 1-1,6 cm..... var. *semperflorens*
   2'. Feuilles concolores, vertes sur les deux faces.
      3. Feuilles étroitement oblongues à linéaires, généralement aiguës au sommet, 3-6 × 0,7-0,9 cm ..... var. *viridis*
      3'. Feuilles oblongues, arrondies et mucronées au sommet, 6,5 × 1,5 cm ..... var. *insularis*
1'. Feuilles verticillées par 4 ou 5. Style beaucoup plus court que la hauteur de l'ovaire. Endocarpe dépassant 1 cm de longueur.
   4. Corolle blanche, sans ponctuations à l'extérieur. Feuilles à pétiole dépassant toujours 1 cm de longueur ..... 2. *R. schumanniana*
      5'. Calice bien appliqué sur la corolle, à dents deltoïdes... subsp. *schumanniana*
         6. Dents régulièrement deltoïdes, à bord abrupt ..... var. *schumanniana*
         6'. Dents irrégulières, amincies et translucides sur le bord.... ..... var. *basicola*
      5'. Calice à dents linéaires, révolutées vers l'extérieur..... subsp. *linearisepala*
   4'. Corolle portant au moins quelques ponctuations au sommet des lobes. Pétiole de moins de 1 cm de longueur (au maximum 0,8 cm).
      7. Feuilles spatulées, coriaces, souvent révolutées sur les bords. Pédoncules de l'inflorescence épais, d'environ 2 cm de longueur. Calice enveloppant completement le jeune bouton; souvent irrégulier ..... 3. *R. spathulata*
      7'. Feuilles lancéolées, ou oblongues-lancéolées rigides mais sans bords révolutés. Pédoncules de l'inflorescence grêles, de 6-7 cm de longueur. Calice ouvert autour de la corolle dans le jeune bouton, régulier, à dents largement ogivales, minces dans toute leur étendue.. 4. *R. sevenetii*

AFFINITÉS DES *RAUVOLFIA* NÉO-CALÉDONIENS

Les *Rauvolfia* néo-calédoniens constituent à eux seuls la section *Heurckia*, section très bien délimitée dans le genre, ce qui montre à la fois l'archaïsme du genre *Rauvolfia* et la ségrégation ancienne des espèces que nous venons d'étudier. Les variétés semblent bien être ici le résultat d'une microspéciation due à des isolats, fait particulièrement net pour *R. semperflorens* var. *insularis* endémique de l'Ile des Pins; la spécialisation aux terrains ultrabasiques des massifs serpentineux n'est pas moins nette pour *R. semperflorens* var. *viridis*.

Il nous paraît également remarquable que ces *Rauvolfia* néo-calédoniens manquent sur les îles proprement océaniques rattachées administrativement à la Nouvelle-Calédonie (Belep et Loyautés). On ne les trouve, rarement d'ailleurs, que sur quelques îlots voisins de la Grande Terre : Yandé, Tanlé et Ouen.

Des phénomènes très comparables semblent pouvoir être notés pour la section *Ochrosioides* spéciale aux îles Hawaï. C'est d'ailleurs avec cette section, et de façon moins nette avec la section *Cyrtosiphonia* de Malaisie (au sens de la Flora Malesiana), que les affinités des *Rauvolfia* néo-

Source : MNHN, Paris

calédoniens doivent être recherchées, bien qu'ils constituent, comme nous l'avons dit, le groupe qu'on peut considérer comme le plus spécialisé à l'intérieur du genre.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Roland BÉNARD, Assistant au Laboratoire d'Entomologie Générale et Appliquée du Muséum, pour son aimable collaboration, M. le Conservateur de l'Herbier du British Museum pour l'envoi d'une photo du type d'*Alyxia serpentina* S. Moore, MM. les Conservateurs des Herbiers de Kew et de Zürich, qui nous ont envoyé en prêt de nombreux échantillons, et H. S. MACKEE qui a bien voulu revoir la présente note et lui apporter le concours de sa connaissance érudite de la flore et de la phytogéographie néo-calédonienne.

BIBLIOGRAPHIE

1. BAILLON, H. — Bull. mens. Soc. Linnéenne, Paris **98** : 750 (1889).
2. GUILLAUMIN, A. — Bull. Soc. Bot. Fr. **88** : 361 (1941).
3. MOORE, S. — Journ. Linn. Soc., Bot. **45** : 357 (1921).
4. MUELLER D'ARGOVIE. — Flora **53** : 168 (1870).
5. — Observ. Bot. Herb. van Heurck. (1871).
6. PICHON, M. — Bull. Soc. Bot. Fr. **94** : 31-39 (1947).
7. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, ser. nov., 27 (6) : 163-164 (1948).
8. RAO, A. S. — Ann. Missouri Bot. Gard. **43** : 253-356 (1956).
9. SCHLECHTER, R. — *in* ENGLER Bot. Jahrb. **39** : 239, fig. 23 (1906).
10. SCHUMANN, K. — *in* ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. 4 (3) : 151 (1897).
11. WOODSON, R. E. Jr. — *Rauvolfia*, Botany, Pharmacognosy, Chemistry and Pharmacology, Boston (U.S.A.), Little, Brown & C° ed. (1957).

P.B., L.A. — Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS,
et Laboratoire associé du C.N.R.S., n° 218.
T.S. — Laboratoire des Plantes Médicinales,
C.N.R.S. - NOUMÉA.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 61-63, 1976.

NOTE RELATIVE A L'ARCHITECTURE DES *RAUVOLFIA* NÉO-CALÉDONIENS

par J.-M. VEILLON

En Nouvelle-Calédonie, les espèces appartenant au genre *Rauvolfia* (section *Heurckia*) ainsi que les variétés qui s'y rattachent, se différencient nettement entre elles d'après leur localisation géographique et les conditions écologiques qui leur sont propres. Malgré ces divergences, on constate une architecture aérienne identique chez toutes les espèces. Cette architecture établie sur la base de caractères structuraux relatifs à la croissance des axes, à leur disposition et à leur sexualité, sera étudiée à partir de l'espèce : *Rauvolfia semperflorens* (Muell. Arg.) Schlechter var. *semperflorens*, arbrisseau ou arbuste de 1-2,5 m communément répandu dans les formations paraforestières ripicoles sur sols résultant de l'évolution ferrallitique des péridotites, entre 50 et 200 m d'altitude.

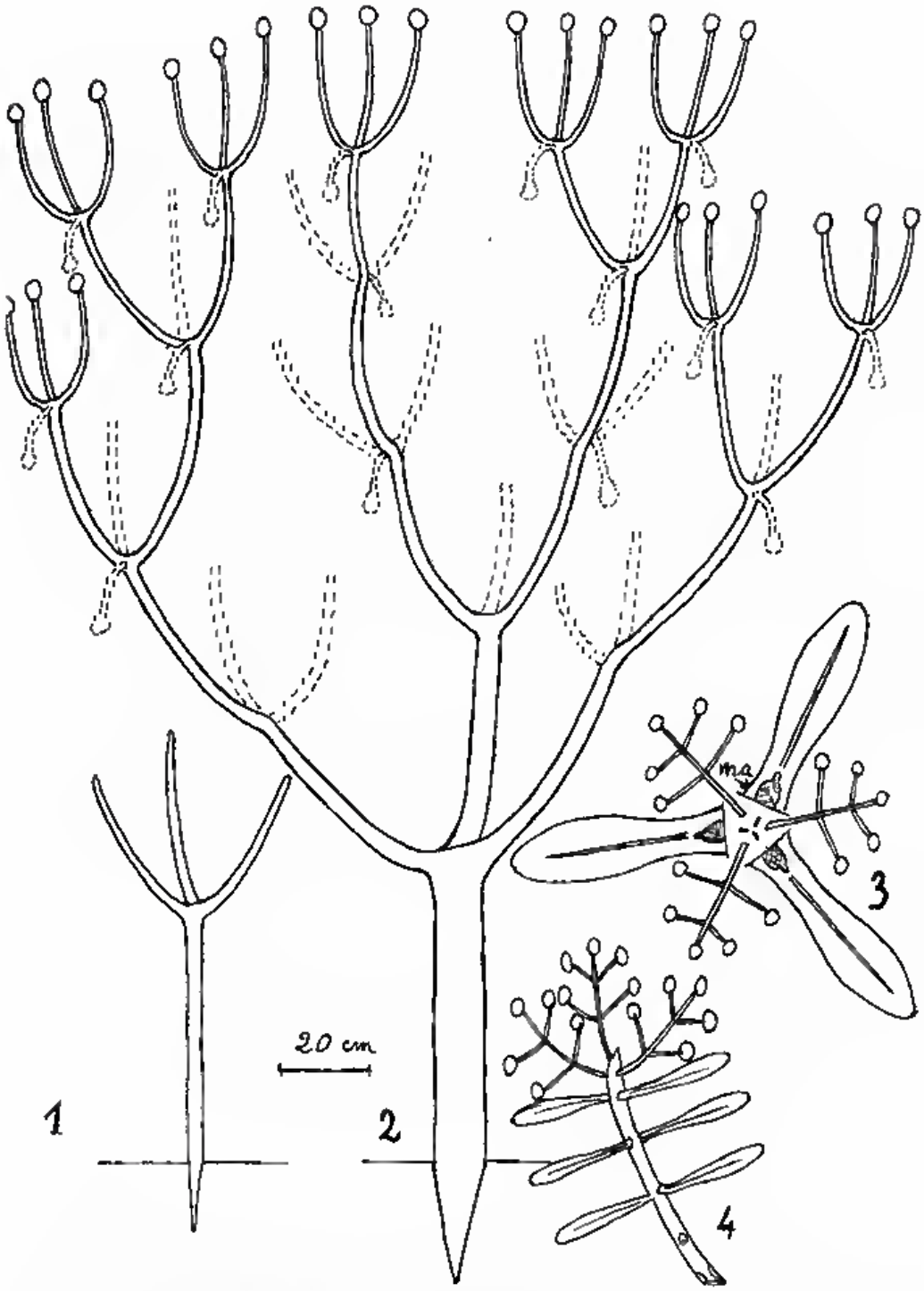
Après la germination, le méristème apical de l'axe épicotylé édifie un segment orthotrope monocaule à phyllotaxie spiralée, à feuilles lancéolées, verticillées par 3, séparées par des entre-nœuds régulièrement agencés. Vers 50-70 cm de hauteur le méristème édificateur cesse toute activité et subit une parenchymatisation, par un processus qui a été étudié chez d'autres Apocynacées par M. F. PRÉVOST (1967, 1972). Il aura donc contribué à la formation d'un premier article aérien.

La disparition de l'apex lève l'inhibition au niveau du dernier verticille de feuilles, de trois méristèmes latéraux qui édifient à leur tour 3 nouveaux articles de deuxième ordre, morphologiquement identiques au précédent et qui forment les premiers éléments de la ramification. La disparition des méristèmes apicaux de deuxième ordre déclenche le même processus d'édification qu'au stade précédent. On assiste donc à l'élaboration d'une structure aérienne tridimensionnelle qui subsistera jusqu'à la mort de la plante.

A partir de la formation des articles de troisième ordre, un élément nouveau intervient : l'apparition de la sexualité. Les méristèmes apicaux, jusque-là strictement végétatifs, se différencient en méristèmes sexuels, qui donnent naissance à des inflorescences apicales en cymes généralement trichasiales de fleurs blanches.

Sur les parties âgées de l'arbuste et à tous les niveaux, on remarque que l'un des axes responsable de la structure tridimensionnelle a grossi plus

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Rauvolfia semperflorens** (Muell. Arg.) Schltr. var. **semperflorens** : **1**, forme jeune de 1 m de hauteur; **2**, arbuste adulte de 2,5 m de hauteur; **3**, vue plongeante de la zone apicale au niveau du dernier verticille de feuilles indiquant la position des méristèmes axillaires (m.a.) et des inflorescences; **4**, profil d'un article fleuri.

Source : MNHN, Paris

vite que les deux autres, à tel point que ces derniers apparaissent comme squelettiques et peuvent même s'élaguer précocement.

L'architecture de *Rauvolfia semperflorens* (Muell. Arg.) Schlechter var. *semperflorens* correspond au modèle de LEEUWENBERG (F. HALLÉ & R. A. A. OLDEMAN, 1970). Les structures aériennes de deux espèces africaines : *R. obscura* K. Schum. et *R. vomitoria* Afzel. ont été rattachées par ces mêmes auteurs au modèle cité.

BIBLIOGRAPHIE

HALLÉ, F. & OLDEMANN, R. A. A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Masson et Cie éd., Paris (1970).

PRÉVOST, M. F. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses, Mém. Soc. Bot. Fr. **114** : 23-36 (1967).

— Ramification en phase végétative chez *Tabernæmontana crassa* Benth. (Apocynacées), Annales des Sciences Naturelles, Botanique et Biologie Végétale (Extrait), ser. 12, **13** (2) : (1972).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 65-82, 1976,

FRUITS FOSSILES D'*ANTROCARYON* DANS LA VALLÉE DE L'OMO (ÉTHIOPIE)

par Raymonde BONNEFILLE & René LETOUZEY

RÉSUMÉ : Des fossiles, trouvés dans les Formations de Shungura et d'Usno (env. 3 millions d'années) de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie), peuvent être rapprochés sans difficulté des noyaux actuels d'*Antrocaryon* (Anacardiacées). Les caractéristiques morphologiques des fruits, les distributions géographiques et les particularités écologiques des 3 espèces africaines vivantes sont étudiées et les affinités des noyaux fossiles avec *Antrocaryon micraster* A. Chev. & Guill. offrent le rapprochement le plus acceptable. Ceci constitue un indice hautement valable de la présence, à l'époque considérée contemporaine de l'apparition des premiers Hominidés, d'un massif ou d'une galerie de forêt dense humide dans cette vallée. Les résultats de l'analyse des bois fossiles associés à ces noyaux d'*Antrocaryon aff. micraster* A. Chev. & Guill. ne sont pas encore connus; les restes paléontologiques contemporains (pollens, animaux, sols) fournissent déjà certaines données pouvant corroborer la situation entrevue. Quelques hypothèses sont présentées pour suivre l'évolution du paysage ancien de la vallée de l'Omo jusqu'au stade de la répartition actuelle de la forêt dense humide en Afrique orientale.

SUMMARY: Fossil fruits found in 3 million years old deposits of the Shungura and Usno Formations in Lower Omo Valley (Ethiopia) are closely related to stones of the genus *Antrocaryon* (*Anacardiaceæ*). Morphological features of the fruits and the geographic distribution and ecology of the three living African species are described. The fossil fruits show greatest affinities with *Antrocaryon micraster* A. Chev. & Guill. This is strongly indicative of the occurrence of a tropical rain forest area or gallery of this forest type in the lower Omo valley at that period. Silicified wood associated with these *Antrocaryon aff. micraster* fruits have not been yet studied but paleontological remains (pollen, animals and paleosols) lead to similar conclusions. Different hypothesises are presented to follow the evolution of the landscape in the Lower Omo valley from that old time until the today geographical position of the tropical rain forest in Western Africa.

***

Le site paléontologique de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie), situé à 400 m d'altitude et 5° N-36° E, était connu pour ses fossiles de vertébrés (R. DU BOURG DE BOZAS, 1903; C. ARAMBOURG, 1947). Sa célébrité récente est due à la découverte des restes d'Hominidés (F. C. HOWELL & Y. COPPENS, 1974). Durant plusieurs années, de 1967 à 1973, des missions multidisciplinaires internationales ont entrepris l'étude approfondie des formations sédimentaires de cette région (Y. COPPENS, F. C. HOWELL, G. ISAAC & R. LEAKEY, 1975). Ces formations constituent une succession stratigraphique continue, accompagnée de très nombreuses datations K/Ar, d'une

Source : MNHN, Paris

échelle paléomagnétique complète, d'assemblages fauniques détaillés qui couvrent une période allant de 4 à 0,9 millions d'années (F. H. Brown, 1975; R. T. Shuey, F. H. Brown & M. K. Croes, 1974).

1. — SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE (Pl. 2).

A l'exception du spécimen B. 494 (voir liste des spécimens récoltés en Annexe, *in fine*), tous les fruits fossiles proviennent de la Formation de Shungura, dans la région type à l'Ouest de la rivière Omo. Ils ont été collectés sur le revers d'une cuesta délimitée par le tuf A, tuf le plus ancien de la séquence sédimentaire, au point P. 64, encore désigné Omo 127, de la carte des localités établie par J. de Heinzelin. Ils proviennent tous du même niveau fossilifère, sable consolidé ou « grit » d'environ 50 cm d'épaisseur qui recouvre immédiatement le tuf A (fig. 1). Stratigraphiquement bien défini, ce niveau correspond à la première unité sédimentaire du membre A, désignée A-1-1 (J. de Heinzelin & P. Haesaerts, 1975). Le membre A, d'environ 30 m d'épaisseur, est divisé en 4 unités sédimentaires. Il est encadré à la base par le tuf A non daté car il ne contient ni ponces, ni feldspath, et le tuf B dont la datation interpolée est d'environ 2,95 millions d'années. Sur la base des confrontations entre les datations K/Ar, l'échelle paléomagnétique, les analyses de la faune, les documents stratigraphiques et l'épaisseur des sédiments, l'âge des fruits fossiles est d'environ 3 millions d'années (d'après F. H. Brown, 1975; R. T. Shuey & Coll., 1974; J. de Heinzelin, sous presse).

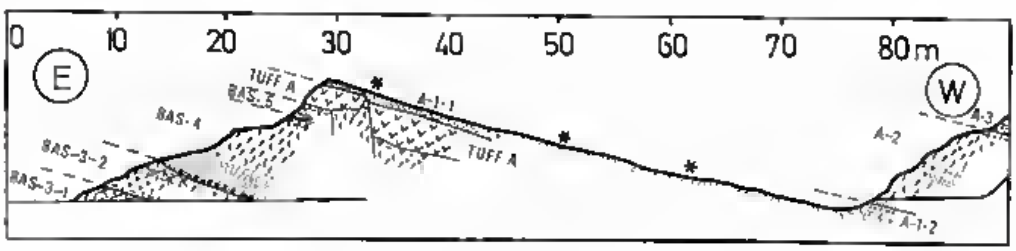
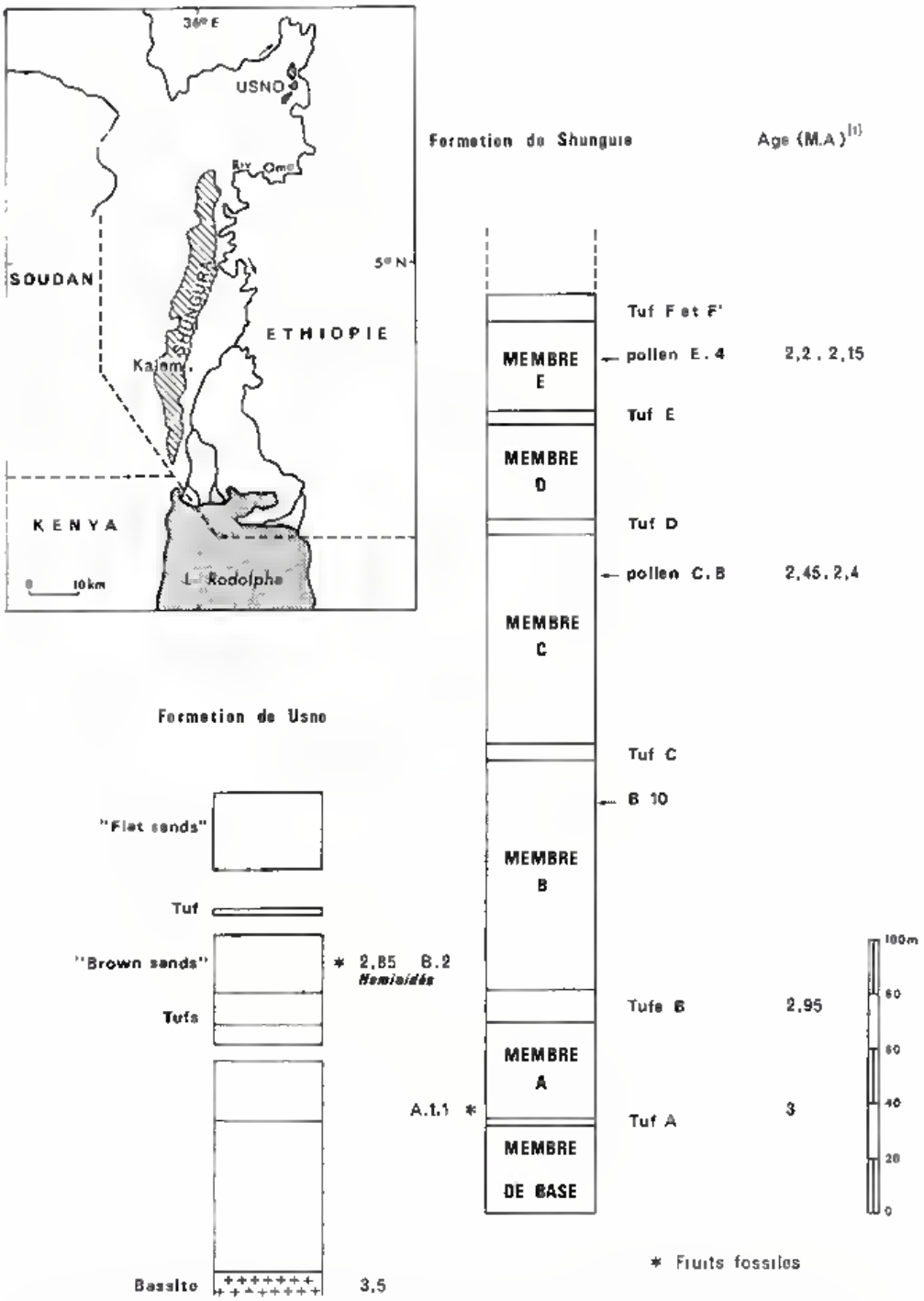


Fig. 1. — Position stratigraphique des fruits fossiles de la Formation de Shungura (d'après J. de Heinzelin & P. Haesaerts).

Le spécimen B. 494, le mieux conservé de tous, provient des sables fossilifères de Brown Sands, qui appartiennent à la Formation d'Usno, située à une vingtaine de kilomètres au nord de la précédente, 5° 20′ N-36° 12′ E. Ces dépôts ont été corrélés stratigraphiquement avec la partie inférieure du membre B de la Formation de Shungura, plus exactement avec l'unité B-2 (J. de Heinzelin & P. Haesaerts, comm. orale). Ce spécimen est donc légèrement plus récent que les précédents, une période d'environ 150 000 à 100 000 ans séparant les deux niveaux A-1-1 et B-2. Il convient de souligner qu'aucun autre spécimen de fruits fossiles semblable à ceux-ci n'a été trouvé dans les couches déposées ultérieurement. Ceci en

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Situation géographique et stratigraphique des Formations de Shungura et d'Usno (Ethiopie). — Datations indiquées interpolées d'après R. T. Shuey & coll., 1974; F. H. Brown, 1975 et J. de Heinzelin, 1975.

Source : MNHN, Paris

dépit de la prospection intensive qui a été effectuée durant plusieurs années par des équipes nombreuses dont le but était la collecte de fossiles de toutes sortes. Leur présence semble donc bien caractériser les dépôts les plus anciens d'environ 3 millions d'années des Formations de Shungura et d'Usno.

La situation des fruits fossiles dans les dépôts sédimentaires ne semble pas indiquer un transport sur de très longues distances. Il est vraisemblable d'admettre qu'ils ont appartenu à une végétation assez proche du lieu de sédimentation.

2. — DESCRIPTION DES FOSSILES[1].

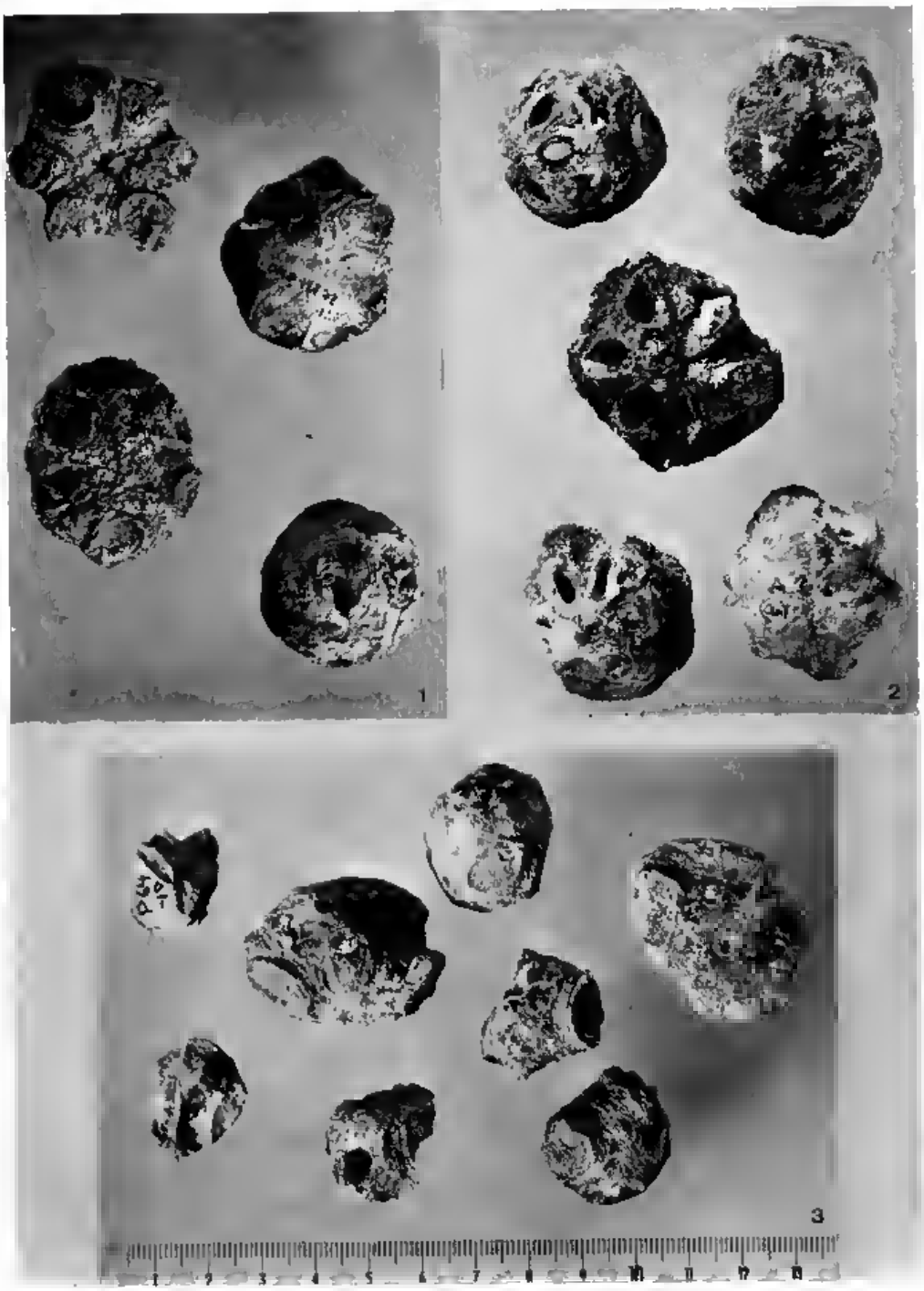
Les fossiles recueillis dans la Formation de Shungura (Pl. 3), superficiellement altérés, parfois cassés, sont de forme générale soit ellipsoïde, soit subglobuleuse. L'échantillon B. 494 de la Formation d'Usno (Pl. 4 : *4, 5, 6*), le mieux conservé, légèrement déprimé à la face inférieure, mesure 36 (grand axe horizontal) × 32 (petit axe horizontal) × 26 (axe vertical) mm, avec 6 cavités subrayonnantes, ouvertes à la partie supérieure où elles sont entourées chacune d'un léger bourrelet ovale (14-15 × 10-11 mm); ces cavités sont fermées à la partie inférieure; l'érosion a cependant fait disparaître des portions de cloison interne entre cavités et deux de celles-ci sont également ouvertes à la partie inférieure, au milieu du léger mamelon qui ferme normalement chacune d'elles. Une coupe verticale suivant le grand axe de l'échantillon P. 64-73a (Pl. 4, *7*), analogue au précédent, montre ces mêmes cavités garnies d'un remplissage minéralisé; elles sont verticalement allongées, un peu courbées et s'évasent au sommet vers l'extérieur, en direction du bourrelet mentionné ci-dessus; leur largeur, vers la mi-hauteur dans ce plan axial, est de 10-11 mm et leur hauteur de 20-21 mm.

Un troisième échantillon assez bien conservé (Omo 127-72-127) est analogue aux précédents; de même un autre spécimen en moins bon état (Omo 127-72-125); celui-ci présente une loge plus petite que les cinq autres et tangentiellement comprimée; la coupe transversale de l'échantillon P. 64-73b (fig. 4, *8*) offre une remarquable sixième loge avortée (v); ces deux derniers échantillons pourraient être considérés comme formant transition avec l'échantillon Omo 127-72-126 dont la forme extérieure est difficile à définir, car trop érodée, mais qui ne contient plus que 5 loges au lieu de 6.

Cette pentamérisation devient évidente sur des fossiles sans doute plus globuleux atteignant au moins 32 mm de diamètre là où il est possible, compte tenu de l'état de conservation des spécimens, de mesurer celui-ci, par exemple sur l'échantillon P. 64-19a. La coupe subtransversale de cet échantillon (Pl. 4, *9*) semble présenter un seul plan vertical de symétrie et 2 loges postérieures (p) paraissent plus petites que les autres, l'antérieure (a), en volume et non plus en coupe, pouvant être appréciée comme

1. Voir en Annexe la liste des spécimens récoltés.

Source : MNHN, Paris



Pl 3. — Fossiles de la Formation de Shungura.

Source : MNHN, Paris

un peu plus vaste; ces 5 loges se retrouvent sur l'échantillon P. 64-73e (Pl. 4, *10*) et leurs dimensions, sur coupe subtransversale, est au maximum de 12 × 7 mm. Ces coupes transversales montrent que les cavités sont garnies intérieurement d'une pellicule minéralisée différenciée, détachée même par endroits de la paroi; d'autre part, entre les cavités, la minéralisation apparaît nettement irréguliére, en plages enchevêtrées, faisant penser à une structure lacuneuse au départ.

Le dernier fossile analysé, P. 64-73i (Pl. 4, *11*), n'est qu'un fragment, manifestement à 5 loges mais présentant la cassure d'une cavité minéralisée; cette cavité verticale, légèrement courbée et évasée vers le haut comme ci-dessus, mesure encore 10 mm de largeur à mi-hauteur et 20 mm de hauteur environ.

3. — ESSAI D'IDENTIFICATION DES FOSSILES.

Les fossiles en cause peuvent sans difficulté être rapprochés des caractéristiques noyaux lignifiés contenant des cavités séminales de plusieurs genres d'Anacardiacées actuelles[1]. Les fruits de ces Anacardiacées sont des drupes dont le noyau est entouré d'une pulpe charnue; les cavités séminales sont dans certains genres fermées à leur partie supérieure par des opercules peu lignifiés qui disparaissent lors de la germination, la radicule de la graine sortant par ces orifices. Le nombre de cavités par noyau n'est pas absolument constant et caractéristique pour chaque genre ou chaque espèce et, de même, le nombre de piéces florales chez diverses Anacardiacées peut être par exemple de 4 ou 5 indifféremment pour les fruits d'une même espéce, voire d'un même individu, ou être de 5 et parfois de 6, encore pour une même espèce ou un même individu.

La grosseur du fruit d'une part et d'autre part la relation entre sa hauteur et son diamètre (ou ses diamètres), de même la taille et la forme des graines, constituent des éléments guides dans les identifications de genres et d'espéces au sein des Anacardiacées à partir d'éléments paléontologiques tels que ceux recueillis.

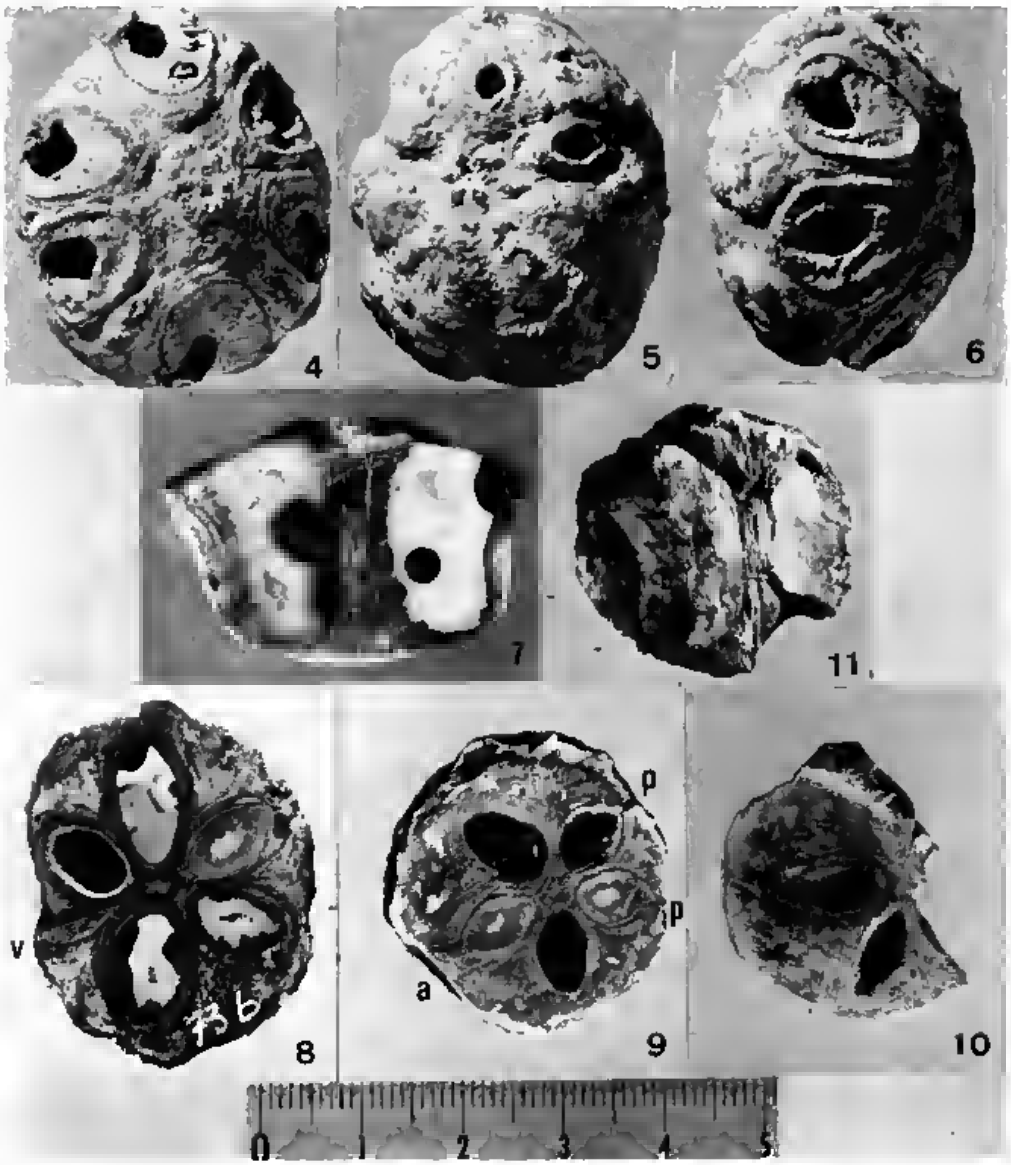
Les observations ci-dessus ménent, semble-t-il, à la conclusion que les fossiles décrits — qu'ils soient à 5 loges ou à 6 loges, et trouvés de plus en mélange dans le même gisement — ne représentent qu'une seule espèce.

Le rapprochement le plus valable avec des Anacardiacées peut alors être recherché auprés du genre *Antrocaryon* représenté par 4 espèces actuelles et 1 espèce fossile du Miocène. Forme et dimensions du noyau des fruits de la plupart de ces espèces, présence caractéristique de porosités entre les cavités séminales pour ce genre, courbure de la graine, conduisent à

1. A la suite d'une première détermination, J. C. Koeniguer (Laboratoire de paléobotanique, Université Paris VI) avait conclu à une Anacardiacée pour les noyaux fossiles, d'après les graines de quelques espéces de cette famille qui ont été décrites dans l'Éocène des argiles de Londres (E. M. Reid & M. E. J. Chandler, The London clay flora, 1933, pl. 13; M. E. J. Chandler, The lower Tertiary floras of Southern England, 1961, pl. 21).

Source : MNHN, Paris

une quasi-certitude quant à l'appartenance au genre *Antrocaryon* des fossiles étudiés. Normalement, les noyaux comportent 5 loges, mais des noyaux à 6 loges ont été signalés dans le cas d'une espèce actuelle.



Pl. 4. — Fossile B. 494 de la Formation d'Usno : **4, 5, 6,** faces supérieure, inférieure et latérale. — Fossiles de la Formation de Shungura : **7,** coupe verticale du fossile P. 64-73a; **8, 9, 10,** coupes transversales des fossiles P. 64-73 b, P. 64-19 a et P. 64-13 e; **11,** coupe verticale du fossile P. 64-73 i.

Le tableau ci-après fournit la nomenclature des espèces, les caractéristiques de leur noyau (diamètre (s) et hauteur en mm), quelques particularités propres à certains d'entre eux, enfin la distribution schématique de ces espèces.

Source : MNHN, Paris

ANTROCARYON Pierre, 1898
= « *Clozella* » Courtet, *nom. nud.*, 1910
= *Clozelia* A. Chev., *nom. nud.*, 1912

A. klaineanum Pierre, 1898. = *A. soyauxii* Engl. *nom. nud.*, 1900. = *Spondias soyauxii* Engl., 1905. = *A. soyauxii* (Engl.) Engl., 1921 (cf. R. B. Fernandes, 1975). = *A. schorkopfii* Engl., 1921 (*fide* R. Letouzey, 1976; cf. R. B. Fernandes, 1975).	∅ 20-25 H 12-15 Petit noyau lenticulaire, lobulé, avec 5(-6) loges subégales. Afrique centrale occidentale, cf. fig. 2.
A. micraster A. Chev. & Guillaumin, 1912. = « *Clozella* » sp. Courtet *nom. nud.*, 1910. = *A. polyneurum* Mildbr. ex Kennedy, 1936.	∅ 33-44 H 30 Gros noyau subsphérique, légèrement comprimé latéralement, avec 5 loges inégales. Afrique occidentale et orientale tropicales, cf. fig. 2.
A. nannanii De Wild., 1926. = *A. brieyi* De Wild., 1926.	∅ 29-41 H 34-45 Gros noyau verticalement ± obovoïde, un peu comprimé latéralement, avec 1 grande loge et 4 petites. Afrique centrale, cf. fig. 2.
A. amazonicum (Ducke) Burtt & Hill, 1937. = *Pouportia amazonica* Ducke, 1922.	∅ 35 H 20 Gros noyau biconvexe, avec 5 loges subégales séparées par 5 grands méats. Brésil, près Belém.
A. pulchrum Chesters, 1957.	∅ 15 H 13 Petit noyau subsphérique, avec 5 loges subégales. *Miocène*. Ile Rusinga, lac Victoria (Kenya), cf. fig. 2.

Ce tableau montre que, par les dimensions et les caractéristiques de son noyau, l'espèce fossile de l'Omo peut être comparée aux 3 espèces africaines actuelles et plus particulièrement à *A. micraster*. Sont à exclure les rapprochements avec *A. amazonicum*, caractérisée par 5 grands méats

Source : MNHN, Paris

entre les cavités séminales, malgré un noyau de taille analogue, et avec *A. pulchrum* dont le noyau est de relativement petite taille, rappelant d'ailleurs ceux du genre voisin *Poupartia*.

4. — PHYTOGÉOGRAPHIE DES TROIS ESPÈCES AFRICAINES ACTUELLES D'*ANTROCARYON*.

Les 3 espèces africaines actuelles sont des arbres de grande forêt dense humide, ni excessivement rares, ni fréquents en général; ils peuvent encore se rencontrer dans les galeries forestières prolongeant les massifs forestiers en zone de savanes périforestières mais sont inconnus dans les tapis herbeux de savane. Les jeunes tiges d'*Antrocaryon* s'installent de préférence dans les endroits tant soit peu clairiérés de la forêt et, bien que supportant difficilement la concurrence, elles arrivent à s'intégrer au développement de la végétation forestière environnante et se retrouvent ainsi dans des massifs forestiers âgés, sous forme de vieux arbres très dispersés, ne dépassant guère 1,20 m de diamètre cependant.

La distinction entre les 3 espèces, arbres au port très similaire, repose pour une très faible part sur des détails floraux peu précis et secondaires, d'une manière plus évidente sur des caractères foliaires : 10-15 paires de nervures latérales pour chaque foliole dans le cas d'*A. klaineanum*, mais 20-30 paires aussi bien pour *A. micraster* que pour *A. nannanii*, la distinction par les feuilles entre ces 2 espèces paraissant impossible; de même leurs fruits charnus subsphériques, de 4-5 cm de diamètre, sont peu distincts, alors que celui d'*A. klaineanum* est beaucoup plus petit (2-3 cm de diamètre). Par contre les noyaux[1] fournissent, comme le montre le tableau ci-dessus, de bien meilleurs caractères de différenciation entre les 3 espèces.

Les échantillons authentiquement identifiés des Herbiers de Paris, Kew, Bruxelles[2], ainsi que les citations bibliographiques[3] ou les observations sur le terrain[4] de matériel appartenant incontestablement à l'une

1. Pour éviter toute confusion est employé ici le terme « noyau » de préférence à « endocarpe ». A. W. Hill (The method of germination of seeds enclosed in a stong endocarp II, Annals of Botany, ser. nov., 1 : 249, 1937) admet en effet que le mésocarpe du fruit d'*Antrocaryon* se compose d'une partie externe charnue et d'une partie interne fibreuse et lacuneuse, cette dernière englobant et agglomérant 5 endocarpes lignifiés véritables, soudés seulement vers leur base.

2. Nous tenons à remercier ici MM. Forman de Kew et Taton de Bruxelles qui ont procédé pour nous à la localisation des échantillons en cause.

3. Eggeling, W. J. — Indig. trees Uganda protect., ed. 2 : 5 (1954).
Keay, R. W. J. — Flora West Tropical Africa, ed. 2, 1 (2) : 728 (1958).
Aubréville, A. — Fl. for. Côte d'Ivoire, ed. 2, 2 : 208 (1959).
Taylor, C. J. — Synecol. silvic. Ghana : 81-83 (1960).
Van der Veken, P. — Flore Congo Belge 9 (*Anacardiaceæ*) : 63-67 (1960).
De Saint-Aubin, G. — Forêt Gabon : 186 (1963).
Keay, R. W. J., Onochie, C. F. A. & Stanfield, D. P. — Niger trees 2 : 324 (1964).
Bouquet, A. — Féitch. médec. tradit. Congo (Brazzaville) : 54 (1969).
Fernandes, R. B. — Estudos nas *Anacardiaceæ* africanas. VIII, O género *Antrocaryon* Pierre em Angola. Garcia de Orta, ser. Botanica 2 (2) : 107-110 (1975); Rev. Junta Investig. cientif. Ultramar, Lisboa.

4. R. Letouzey, Cameroun, 1959 à 1975.

Source : MNHN, Paris

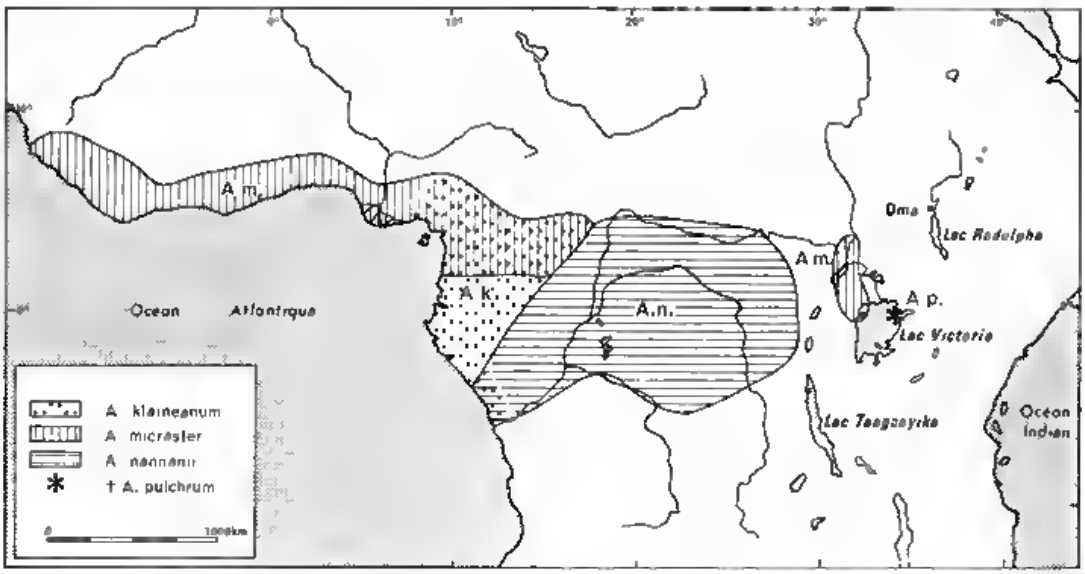


FIG. 5. — Carte de répartition des espèces africaines d'*Antrocaryon*.

ou l'autre des espèces, ont permis de dresser la carte ci-jointe (fig. 5) des aires de répartition.

A. micraster s'étend en bande parallèle à l'équateur, de la Guinée et de la Sierra Leone au Sud-Ouest forestier de la République centrafricaine; son existence dans le Nord du Zaïre n'est pas reconnue mais elle est présente en Ouganda (forêts de Mabira, Budongo et Zoka, considérées bien souvent comme des forêts relictuelles). Cette espèce semble faire partie des forêts denses humides les moins humides (forêts semi-décidues) mais, au Cameroun en particulier, de même au Ghana et en Côte d'Ivoire, elle se retrouve au sein des forêts nettement humides, sans doute à la faveur de défrichements, tout comme d'autres éléments colonisateurs de la forêt semi-décidue actuellement envahissante, ce qui explique l'extension latitudinale de son aire dans ces territoires.

A. klaineanum est une espèce localisée dans l'angle congo-guinéen de l'Afrique et son aire couvre le Sud-Est du Nigeria, Fernando Po, le Cameroun méridional, le Sud-Ouest forestier de la République centrafricaine, le Gabon tout au moins septentrional et occidental, le Mayombe en République du Congo, le Cabinda (? *fide* R. B. FERNANDES, 1975) et le Mayumbe zaïrois. Elle se localise en principe dans des types de forêts denses assez nettement humides mais, à l'inverse d'*A. micraster*, elle se retrouve aussi dans les zones de forêts semi-décidues, camerounaises ou autres.

A. nannanii possède une aire couvrant une grande partie du bassin hydrographique zaïrois, en y incluant au Sud-Ouest une portion de la République du Congo et le Cabinda; cette aire s'étend sur le Kasai et sur tout le district forestier central presque jusqu'aux limites orientales et septentrionales du Zaïre. Vers l'Ouest, cette espèce atteint peut-être le

Source : MNHN, Paris

Pl. 6. — Noyau d'**Antrocaryon micrastèr** : **12, 13, 14,** faces supérieure, inférieure et latérale; **15, 16,** coupes verticale et transversale.

Gabon et, d'une manière certaine, le Nord de la Rèpublique du Congo et le Sud-Ouest forestier de la Rèpublique centrafricaine, zone où, en dèfinitive, cohabitent les 3 espèces.

Il y a lieu de signaler que les bois fournis par ces 3 *Antrocaryon* prèsentent un certain intèrêt èconomique, que les graines peuvent fournir de l'huile bien que leur extraction soit difficile, qu'enfin la pulpe des fruits, acidulèe et parfumèe, est comestible, apprècièe et bien connue des populations locales, dans toute l'aire du genre. Les Primates consomment également ces fruits et A. Hladik (*in* C. M. Hladik, 1973) a pu observer leur présence dans des contenus stomacaux au Gabon; soulignons, au passage, que le noyau fossile B. 494 de la Formation d'Usno, localisè dans les Brown Sands, se trouve contemporain des premiers restes d'Hominidés

Source : MNHN, Paris

de la vallée de l'Omo. Que les fruits soient consommés par l'homme ou par les primates, c'est sur place que leurs noyaux se retrouvent, disséminés à terre sous la cime de l'arbre producteur et souvent leur densité y est assez importante; elle n'atteint cependant pas la concentration des noyaux de diverses espèces forestières, recherchées pour leurs graines oléagineuses ou comestibles et rassemblées çà et là en tas par les Africains, dans la forêt; ainsi en va-t-il pour *Caula edulis*, *Irvingia gabonensis*, *Panda oleosa*, *Poga oleosa*...

5. — AFFINITÉS AVEC *ANTROCARYON MICRASTER*.

Comme signalé ci-dessus, le rapprochement possible de l'espèce fossile de l'Omo avec *A. micraster* paraît assez attirant et se trouve confirmé si l'on consulte les figures 12 à 16 de la Pl. 6 d'un noyau de Côte d'Ivoire, analogue à d'autres provenant de diverses régions, pour lequel une seule graine s'est développée, laissant une ouverture sur la face supérieure (Pl. 6, *12*, *13*). Ce noyau, à peine érodé, mesure 34 (grand axe horizontal) × 34 (petit axe horizontal) × 31 (axe vertical) mm; sur la coupe longitudinale (Pl. 6, *15*) se retrouve la cavité verticale, légèrement courbée et évasée vers le haut, atteignant 8 mm de largeur à mi-hauteur et 18 mm de hauteur environ; sur la coupe transversale (Pl. 6, *16*) apparaissent les 5 loges inégales qui ne dépassent pas 12 × 6 mm.

La présence conjointe de noyaux fossiles à 5 et à 6 loges dans le même gisement, ainsi que la forme nettement ellipsoïde de certains noyaux à 6 loges (B. 494 en particulier), laissent planer un doute sur l'identité absolue de l'espèce fossile en cause avec *A. micraster*. La première est-elle un archétype de la seconde? Ou bien s'agit-il de deux « espèces », très proches parentes, dont l'une se serait éteinte sur place? Il est donc prudent, en attendant que des jalons se plaçant entre 3 millions d'années et aujourd'hui soient découverts, de désigner l'espèce fossile sous l'indicatif « *Antrocaryon aff. micraster* A. Chev. & Guill. ».

Bien que le véritable *Antrocaryon micraster* soit, tout comme les 2 autres espèces africaines actuelles, un arbre de forêt dense humide ou de galerie forestière, on ne peut en conclure d'une manière certaine que l'espèce fossile possédait la même caractéristique; les couples formés par une espèce de forêt dense humide et une espèce similaire de savane voisine, périforestière, sont aujourd'hui suffisamment connus et fréquents pour qu'une certaine prudence soit ici nécessaire. Encore faut-il faire remarquer que l'on ne connaît pas le déterminisme, écologique et génétique, aboutissant à la différenciation des deux « espèces » d'un couple; de plus, si l'on constate la présence actuelle de couples écophylétiques, rien ne permet jusqu'ici d'établir l'existence de tels couples, à l'aide des seuls documents paléontologiques fragmentaires que l'on connaisse, hors du temps présent; une autre question non encore résolue est d'ailleurs celle de l'ancienneté des couples actuels.

L'allure des sédiments contenant ces noyaux d'*A. aff. micraster*, aussi

Source : MNHN, Paris

bien pour la Formation de Shungura que pour celle d'Usno, ne permet pas de conclure que ces noyaux proviennent de très loin; toutefois, le transport et l'entraînement par le fleuve ont pu être responsables de la relative densité des noyaux sur le site de la localité P. 64 de la Formation de Shungura.

6. — RESTES PALÉONTOLOGIQUES CONTEMPORAINS.

a) PALÉOFLORE

Des bois flottés sont connus dans de nombreux niveaux de toute la séquence sédimentaire. Ils étaient particulièrement abondants dans le même niveau que les fruits fossiles. Leur détermination fait actuellement l'objet des travaux de R. Deschamps & J. C. Koeniguer.

Malgré le traitement de nombreux échantillons, il n'a pas été possible de mettre en évidence des pollens fossiles préservés dans les sédiments du membre de base et du membre A. La conservation des pollens en milieu tropical est un phénomène tout à fait exceptionnel. Les émersions successives qu'ont dû subir ces dépôts fluviaux ou deltaïques dans la plaine alluviale par suite des migrations des méandres de la rivière ont constitué des conditions tout à fait défavorables. Des recherches sont actuellement en cours, qui permettront peut-être de mettre en évidence des pollens dans les séries inférieures de la Formation de Shungura.

Les indications palynologiques les plus anciennes obtenues jusqu'à présent correspondent au niveau B-10 (2,9 millions d'années, R. Bonnefille, 1972), donc plus récent que les niveaux A-1-1 et B-2 qui contiennent les fruits d'*Antrocaryon*. Dans le niveau B-10, les seuls pollens d'arbres repérés sont *Podocarpus* et *Juniperus*, espèces fréquentes actuellement dans les forêts d'altitude à 2 000-2 500 m. Leur pourcentage parmi les pollens fossiles est nettement supérieur à ceux enregistrés dans les analyses polliniques d'échantillons de surface actuelle du pourtour du lac Rodolphe (R. Bonnefille, A. Vincens, études en cours). Cependant, il faut considérer que les pollens de *Podocarpus*, facilement transportés, provenaient d'une forêt non située à l'endroit du gisement, mais sur les versants des montagnes de l'Éthiopie.

Pour la période située entre 2,45 et 2,15 millions d'années, qui correspond au dépôt des sédiments des unités C-8 et E-4, les informations palynologiques sont beaucoup plus complètes. A 2,45 millions d'années, la végétation locale est celle d'une steppe boisée où sont représentés *Capparidaceæ*, *Acacia* et *Commiphora*. Les spectres polliniques de deux unités stratigraphiquement très proches, C-8 et C-9, contiennent plus de 12 taxons forestiers des forêts de montagne actuelles d'Éthiopie, deux d'entre eux (*Sapotaceæ* ind. et *Macaranga*) appartenant plus spécialement aux forêts humides. Leur relative abondance, 20 % du total des pollens comptés dans le spectre C-8, témoigne de l'existence de massifs forestiers à des distances de quelques dizaines de kilomètres. Les pourcentages des pollens d'espèces forestières de montagne diminuent rapidement, 10 % environ dans le

Source : MNHN, Paris

spectre C-9, pour atteindre une valeur minimum de 1,7 % dans le spectre de E-4. Les valeurs de l'ordre de 1 % sont celles que l'on enregistre dans les dépôts de plage actuelle du lac Rodolphe ou des rivières de la bordure Est du lac, sous climat subdésertique. Une tendance à l'aridité est donc très nettement enregistrée dans le spectre de E-4, daté de 2,2 à 2,15 millions d'années (R. BONNEFILLE, 1975).

b) PALÉOFAUNE

Étant donné la faible extension des affleurements du membre A dans la région type de la Formation de Shungura, la liste faunique des fossiles repérés dans le membre A ne donne qu'une image approximative de la faune qui a vécu à cette époque. Des fossiles plus nombreux proviennent de la Formation d'Usno et complétent cet ensemble. Il ne convient pas de donner ici la liste systématique complète et détaillée que l'on trouvera dans les articles de Y. COPPENS & F. C. HOWELL (1975) et la monographie de J. DE HEINZELIN (sous presse). Nous rappelons seulement que sont connus, pour cette période de 3 millions d'années, des éléphants *Loxodonta adaurora*, *Elephas recki*, *Deinotherium bozasi*, un Équidé *Stylohipparion sp.*, des Bovidés, un Hippopotame indéterminé, plusieurs Suidés (*Nyanzachœrus pattersoni*, *Notochœrus euilus*, *Mesochœrus limnetes*), une Girafe (*Giraffa gracilis*), des Simiens (genres *Colobus* et *Theropithecus*).

Des changements dans la composition des associations fauniques sont enregistrés, pour de nombreux groupes de Mammifères, au cours des dépôts de la Formation de Shungura. Les paléontologues spécialistes ont évoqué diverses conclusions paléoécologiques au sujet de ces modifications. Leur interprétation est délicate et doit tenir compte de nombreux facteurs tels que les conditions de préservation des fossiles, les modalités de l'échantillonnage, l'adaptation possible des animaux à des microclimats très localisés, l'évolution des espèces, l'absence de renseignements quant à l'écologie des espèces aujourd'hui disparues, etc. Toutefois, de nombreux faits plaident en faveur de l'existence d'une végétation à caractère boisé dans les séries inférieures de la Formation de Shungura. Par contre, l'ensemble de la faune, au-dessus des membres E et F correspond davantage à celle des savanes herbeuses (Y. COPPENS, 1975). Nous pouvons citer à titre d'exemples quelques-uns des arguments concernant les Bovidés, les Suidés, les Simiens, les Micromammifères.

Les Bovidés augmentent quantitativement dans les dépôts sédimentaires au-dessus du membre G. Les Tragelaphinés et Reduncinés, antilopes de milieux forestiers abondantes dans les séries inférieures, sont ensuite remplacées, à partir du membre E, par des antilopes adaptées à la course en milieu ouvert (A. W. GENTRY, 1975). En ce qui concerne les Suidés, des processus de modifications morphologiques des molaires ont pu être le résultat d'un changement alimentaire; il y a eu, dans diverses lignées, passage de formes dites « browsers » broutant feuilles et graminées à des formes dites « grazers » ayant un régime exclusivement graminéen (H. B. S. COOKE, 1975). Parmi les singes fossiles, la densité des Colobinés arboricoles

Source : MNHN, Paris

décroît rapidement à partir du membre C, atteignant la valeur minimum en E (G. G. Eck, 1975). Enfin, dans le niveau B-10 (2,9 millions d'années environ) une faune de micromammifères pouvant être celle d'une « savane boisée » a été repérée. Toutefois, J. J. Jaeger & H. B. Wesselman (1975) soulignent que les chauves-souris et les prosimiens (genre *Galago*) de ce même niveau suggèrent la présence, dans le bassin de l'Omo, d'une forêt bien développée qui a pu être en connection avec les forêts d'Afrique centrale.

c) PALÉOSOLS

Les sols pédologiques les plus développés sont trouvés dans le membre B. Leur degré de développement décroît ensuite continuellement, ce qui pourrait éventuellement refléter, selon J. de Heinzelin & P. Haesaerts, une modification climatique en relation avec une réduction des précipitations locales.

7. — SYNTHÈSE PALÉONTOLOGIQUE.

De l'ensemble des données paléobotaniques, paléozoologiques et paléopédologiques ci-dessus émerge un faisceau d'arguments concordants en faveur de l'hypothèse de l'existence d'une végétation plus boisée, dans le bassin de l'Omo, aux environs de 3 millions d'années. Cette végétation serait le témoin d'un climat plus humide à cette époque qu'actuellement, en tous cas beaucoup plus humide que celui qui lui succède, aux environs de 2,2 millions d'années où de nettes tendances vers l'aridité, mises en évidence par les études palynologiques (R. Bonnefille, 1972 et 1975) semblent coïncider avec les observations déduites des analyses de la faune. D'autres études sont cependant nécessaires pour placer avec précision ces changements sur l'échelle chronologique absolue.

On constate que les données paléoxylologiques font encore défaut pour le site fossilifère intéressé et c'est sur la seule présence des noyaux d'*Antrocaryon aff. micraster* que l'on peut actuellement supposer avec beaucoup de certitude que, dans le bassin de la vallée de l'Omo, il y a 3 millions d'années, existait de la forêt dense humide, au sens actuel de ce terme physionomique, sous forme d'un massif forestier, ou d'une galerie forestière, ce dernier aspect impliquant aux alentours un paysage de mosaïque forêt (dense humide) - savane (périforestière); l'existence possible d'un couple écophylétique, comme mentionné plus haut, n'apporte guère de restriction à cette conception car, d'une part elle paraît de faible probabilité, d'autre part ces couples concernent essentiellement des paysages de mosaïque forêt-savane, ce qui pourrait être le cas.

La présence d'un massif ou d'une galerie de forêt dense humide dans la basse vallée de l'Omo il y a 3 millions d'années peut se relier à la situation actuelle des paysages de l'Afrique orientale. Il faut souligner que l'on entre ici dans le domaine des hypothèses, faute d'une connaissance précise de situations intermédiaires, échelonnées et cataloguées dans le temps, depuis ce lointain passé.

Source : MNHN, Paris

On constate en effet que des forêts relictuelles, dont la composition floristique, générique et spécifique, se rattache à celle du grand bloc forestier congo-guinéen, existent (sauf peut-être vers le Sud) autour du lac Victoria et particulièrement dans l'Ouganda occidental; c'est ce qu'indique la carte de R. W. J. KEAY (1959) et que confirment les études de plusieurs phytogéographes.

D'autres forêts relictuelles sont encore présentes, d'après ce même auteur et d'autres, sous forme de petites taches, dans les régions côtières du Kenya et de la Tanzanie; leur composition floristique révèle encore des affinités génériques, mais aussi des dissemblances spécifiques, avec le massif congo-guinéen, ainsi que le souligne R. B. FADEN (*in* E. M. LIND, M. E. S. MORRISON & A. C. HAMILTON, 1974).

L'existence, à un moment donné, d'une bande de forêt dense humide continue de l'Océan atlantique à l'Océan indien ne fait guère de doute aux yeux de beaucoup de phytogéographes. Quelles ont été les répercussions de la formation du bombement Est africain au début du Miocène il y a 25 millions d'années, et de la formation subséquente du Rift, en admettant que cette bande existe avant ce mouvement tectonique? Quelles étaient les relations géographiques, avec un éventuel bloc de forêt dense humide voisin, de la « galerie forestière » avec arbres et lianes occupant il y a 18-20 millions d'années (d'aprés W. W. BISHOP, 1971) l'angle Nort-Est du lac Victoria où ce type de végétation a été mis en évidence par les études paléobotaniques de K. I. M. CHESTERS (1957)? Celles-ci montrent en outre les rapports étroits, génériques et spécifiques, des plantes fossiles du début du Miocène avec les genres et espèces actuels. A partir de quelle époque s'est produite la rupture puis la fragmentation de cette bande, en Afrique orientale? Y a-t-il eu depuis lors des phénomènes généraux ou locaux de transgression et de régression de la forêt dense humide ou de ses îlots? A toutes ces questions les phytogéographes ne peuvent guère répondre dans l'état présent des connaissances. Il est certain que l'écologie et la distribution des espèces actuelles doit contribuer à résoudre de tels problèmes, en liaison avec la paléobotanique et d'autres disciplines lorsque celles-ci auront rassemblé suffisamment de faits échelonnés, correctement datés et répartis équitablement sur le terrain.

Nos plus sincères remerciements s'adressent à tous ceux qui ont permis la réalisation de ce travail, en particulier aux responsables F. C. HOWELL et Y. COPPENS de la Mission internationale de l'Omo, aux participants français et américains de cette Mission et aux organismes ayant financé les diverses expéditions (C.N.R.S., France; N.S.F., U.S.A.).

Source : MNHN, Paris

ANNEXE

Liste des spécimens récoltés

	Numéro de catalogue	Collecteur	Description	Photos
Formation de Shungura Unité stratigraphique A-1-1	P. 64-19 a	E a	fruit entier à 5 loges..	9
	P. 64-19 b	E a	½ fruit	
	P. 64-19 c	E a	fragment	
	P. 64-19 d	E a	fragment	
	P. 64-33	E a	petit fragment	
	Omo 127 72 125	Y.C.	fruit entier écrasé à 6 loges	
	Omo 127 72 126	Y.C.	½ fruit, coupe longitudinale, loge interne, probablement 5 loges	
	Omo 127 72 127	Y.C.	fruit entier à 6 loges	
	P. 64-73 a	R.B.	fruit à 6 loges	7
	73 b	R.B.	fruit à 6 loges, déformé	8
	73 c	R.B.	½ fruit	
	73 d	R.B.	fruit entier enveloppé dans la matrice gréseuse	
	73 e, f	R.B.	2 coupes transversales d'un fruit à 5 loges	10
	73 g	R.B.	½ fruit, nombre de loges indéterminable	
	73 h	R.B.	½ fruit	
	73 i	R.B.	½ fruit avec graine . .	11
	73 j	R.B.	fragment	
	73 k	R.B.	fragment, 5 loges probables	
Formation d'Usno (Brown Sands) Unité stratigraphique B-2	B. 494	E a	fruit entier à 6 loges, parfait état de préservation	4, 5, 6

Collecteurs : Ea = Equipe américaine; Y.C. = Yves Coppens; R.B. = Raymonde Bonnefille.

Les fruits fossiles sont actuellement entreposés au Laboratoire de Géologie du Quaternaire, C.N.R.S., Bellevue-France.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWS, P. & VAN COUVERING, A. H. — Palaeoenvironments in the East African Miocene, *in* SZALAY : Approaches to Primate Paleobiology, Contrib. Primat. **5** : 62-103 (1975).

ARAMBOURG, C. — Mission scientifique de l'Omo (1932-1933). Géologie-Anthropologie, Mus. Nat. Hist. Nat. Paris **3** : 75-405 (1947).

BISHOP, W. W. — The late Cenozoic history of East Africa in relation to Hominoid evolution, *in:* The late Cenozoic glacial ages, K. K. TUREKIAN ed^r, Yale : 392-424 (1971).

BONNEFILLE, R. — Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (Vallées de l'Awash et de l'Omo), Thèse, Paris VI, 513 pp. (1972).

— Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo basin, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

BOURG DE BOZAS, R. DU. — D'Addis Abeba au Nil par le lac Rodolphe. La Géographie, **7** : 91-112 (1903).

BROWN, F. H. — Radiometric dating and paleomagnetic studies of Omo group deposits, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

CHESTERS, K. I. M. — The Miocene flora of Rusinga island, lake Victoria, Kenya, Palaeontographica **101** B : 30-71 (1957).

COOKE, B. S. — *Suidæ* from Pliocene/Pleistocene strata of the Rudolf basin, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

COPPENS, Y. — Évolution des Mammifères, de leurs fréquences et de leurs associations, au cours du Plio-Pléistocène, dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie, C. R. Acad. Sc. Paris **281** : 1571-1573 (1975).

COPPENS, Y. & HOWELL, F. C. — Vue générale des faunes mammaliennes des dépôts du groupe de l'Omo, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

COPPENS, Y. HOWELL, F. C., ISAAC, G. L. & LEAKEY, R. E. ed^rs. — Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf basin; Stratigraphy, Paleoecology and Evolution, Univ. Chicago Press (1975).

ECK, G. G. — Cercopithecoidea from Omo Group deposits, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

FERNANDES, R. B. — Estudos nas *Anacardiaceæ* africanas. VIII, O género *Antrocaryon* Pierre em Angola, Garcia de Orta, ser. Bot., **2** (2) : 107-110 (1975); Rev. Junta Investig. cientif. Ultramar, Lisboa (1975).

GENTRY, A. W. — *Bovidæ* of the Omo Group deposits, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

HAMILTON, A. C. — History of the vegetation of East Africa, *in* E. M. LIND & M. E. S. MORRISON : The vegetation of East Africa, London : 202-203 (1973).

HEINZELIN, J. DE & HAESAERTS, P. — Depositional history of the Shungura Formation, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

HLADIK, C. M. — Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise, Terre et Vie **27** : 354 (1973).

HOWELL, F. C. & COPPENS, Y. — Inventory of remains of *Hominidæ* from Pliocene/Pleistocene Formations of the lower Omo basin, Ethiopia (1967-1972), Am. Journ. Phys. Anthrop. **40** (1) : 1-16 (1974).

JAEGER, J. J. & WESSELMAN, H. B. — Fossils remains of Micromammals from the Omo Group deposits, part II, *in* COPPENS, HOWELL, ISAAC & LEAKEY ed^rs (1975).

KEAY, R. W. J. — Carte de la végétation de l'Afrique, A.E.T.F.A.T./U.N.E.S.C.O. (1959).

LIND, E. M. & MORRISON, M. E. S., with a contribution by HAMILTON, A. C. — East African Vegetation (1974).

SHUEY, R. T., BROWN, F. H. & CROES, M. K. — Magnetostratigraphy of the Shungura Formation, Southwestern Ethiopia: fine structure of the lower Matuyama polarity epoch., Earth and Planetary Science Letters, **23** : 249-260 (1974).

R.B. : C.N.R.S., Laboratoire de Géologie du Quaternaire,
F-92190 - MEUDON-BELLEVUE.
R.L. : C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - F-75005 - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 83-92, 1976.

ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE DE QUELQUES POLLENS DE CÉLASTRALES ET DES GROUPES VOISINS[1]

par D. LOBREAU-CALLEN

RÉSUMÉ : L'étude ultrastructurale de l'exine du pollen de *Rhamnus* (*Rhamnaceæ*) et de *Chytranthus* (*Sapindaceæ*) met en évidence des caractères significatifs pour la distinction de chacun de ces groupes avec les Célastrales.

ZUSAMMENFASSUNG : Unterschiede in der Ultrastruktur zeigen sich in der Pollenexinestratifikation der Gattungen *Rhamnus* (*Rhamnaceæ*), *Chytranthus* (*Sapindaceæ*) in Vergleich mit derjeniger der Celastrales.

***

En 1862, J. D. HOOKER groupait les *Rhamnaceæ* avec les *Celastraceæ* dans le même ordre : les Célastrales. Il considérait les Sapindales, dont les *Sapindaceæ* constituent la famille type, comme un ordre distinct, mais très proche des Célastrales.

Dans les classifications les plus récentes (R. WETTSTEIN, 1935; A. CRONQUIST, 1968; A. TAKHTAJAN, 1969, 1973...), *Rhamnaceæ* et *Celastraceæ* sont situées dans deux ordres différents très voisins, et les Sapindales sont groupées avec les Célastrales dans les *Rosidæ*.

Le pollen de ces trois familles est fréquemment tricolporé, souvent réticulé. Il est simple, rarement composé (polyades et tétrades chez *Lophopetalum*, *Celastraceæ s. str.*[2]). Le type pollinique le plus fréquent étant le même, c'est la structure fine de l'exine qui peut permettre d'apporter quelques différences significatives entre les membres de ces familles.

Le pollen simple des *Celastraceæ s. str.* présente des replis au niveau des apertures, localisés dans l'endexine, la sole étant absente dans ces régions. Les apertures sont entourées d'un amincissement périapertural et d'une marge diffuse. L'ectexine est columellaire et l'endexine est cons-

1. Les observations réalisées ont déjà été consignées dans une thèse de Doctorat d'État inscrite aux Archives Originales du C.N.R.S. sous le n° 8 071 (1975a).

2. Selon les classifications adoptées, Célastracées et Hippocratéacées sont tantôt groupées en une seule famille, les Célastracées *s.l.*, tantôt séparées en deux familles, les Célastracées *s. str.* et les Hippocratéacées; c'est cette dernière conception qui est adoptée dans ce travail.

Source : MNHN, Paris

tituée d'amas grossièrement noduleux dans sa partie la plus profonde (D. LOBREAU-CALLEN & B. LUGARDON, 1973).

Le pollen composé des *Celastraceæ s. str.* n'est connu que dans le genre : *Lophopetalum*.

Lophopetalum arnhemicum N. Byrnes

Le pollen est en tétrade. Au pôle distal, le tectum perforé repose sur des columelles (Pl. 1, *1* et *2*), la sole est très mince et l'endexine épaisse, avec une partie externe homogène contiguë à la sole et une partie interne formée d'amas irréguliers plus denses dans la région la plus profonde. Dans la zone équatoriale, les deux couches de l'exine sont modifiées et moins épaisses : l'ectexine est déformée, la sole très réduite disparaît et la soudure des monades se fait par du matériel ectexinique discontinu (parfois des columelles déformées). L'endexine perd son épaisseur par amincissement de sa partie profonde. Au pôle proximal, l'ectexine est fortement déformée, la sole est absente et l'endexine est la seule strate exinique continue. Puisqu'il n'y a pas de strate continue entre les parois des monades adjacentes, les tétrades sont acalymmées (M. VAN CAMPO & Ph. GUINET, 1961). La structure de l'exine est identique dans le pollen de tout le genre (ex. *L. duperreanum*, Pl. 1, *3* et *4*).

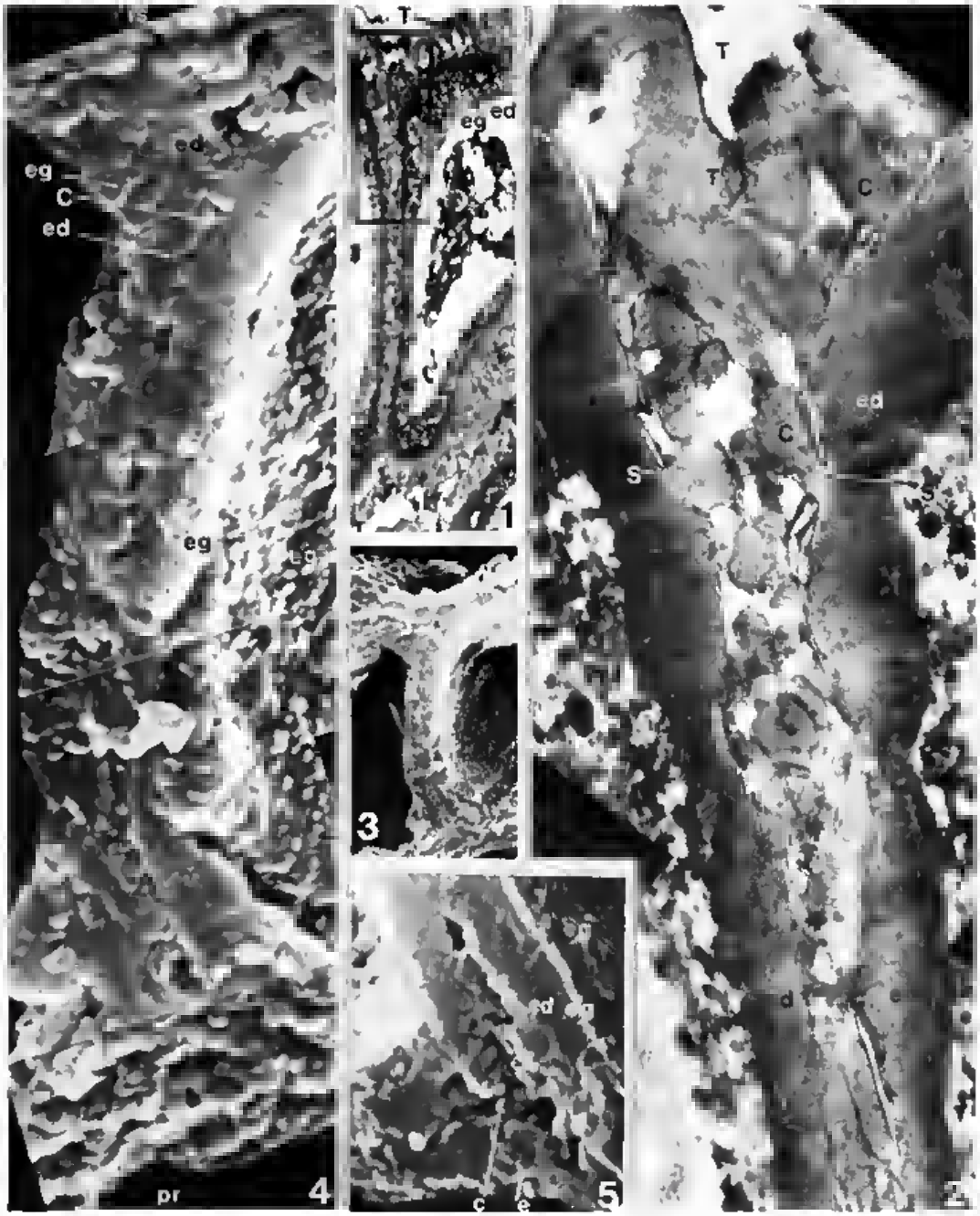
Au pôle distal des monades, la structure de l'exine est comparable à celle des grains simples (exine columellaire, endexine...). L'ornementation réticulée à tectée-perforée est identique à celle du genre *Kokoona*, très proche de *Lophopetalum*. La structure du pollen confirmerait donc la réunion de ces deux genres proposés par F. KURZ en 1870 (D. LOBREAU-CALLEN, 1975a, et sous presse).

Les affinités morphologiques des *Celastraceæ* et des *Hippocrateaceæ* ont conduit certains auteurs à les réunir dans une même famille. Le pollen de ces deux familles montre une structure de l'exine comparable dans les pollens simples, et les seules distinctions que l'on rencontre dans les pollens composés se situent au niveau du pôle proximal et dans le mode de soudure des monades. Chez les *Hippocrateaceæ*, en effet, les pollens composés sont calymmés par l'intermédiaire de la couche tectale continue commune et la sole est présente au pôle proximal.

Rhamnus utilis Pursh. (*Rhamnaceæ*)

Le pollen est tricolporé. Le tectum, en microscopie électronique à balayage (MeB) est à la fois supraréticulé et rugulé (Pl. 2, *1* à *10*). Le mur du réseau est formé par l'organisation particulière de courts éléments striés pouvant être groupés par 2 ou par 3 (Pl. 2, *3* et *4*). Le fond des mailles est plus ou moins rugulé. Le tectum est perforé généralement dans le fond des mailles, à proximité du mur du réseau (Pl. 2, *6* et *7*). La strate infratectale est d'épaisseur très réduite et sa structure est grenue (Pl. 3, *2* et *3*). La sole et l'endexine sont aussi épaisses que le reste de l'ectexine; l'endexine mesure approximativement le quart de l'épaisseur de la sole et est faible-

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Lophopetalum arnhemicum** N. Byrnes (*Must 796*, NT), pollen non acétolysé : exine au niveau de la cloison commune de deux monades, la sole étant absente et la soudure se faisant par du matériel ectexinique discontinu et déformé, **1** × 2 700; **2** × 20 000. — **L. duperreanum** Pierre (*Pierre 4082*, L), pollen acétolysé : cloison commune de deux monades comme pour l'espèce précédente et cloison commune à trois monades au pôle proximal : **3** × 1 900; **4** × 10 000; **5** × 10 000, exine de trois monades acalymmées au pôle proximal. — *dis* = pôle distal; *pr* = pôle proximal.

Le pollen observé en microscopie électronique à transmission a été fixé dans la glutaraldéhyde et postfixé par le tétroxyde d'Osmium. Les inclusions ont été faites dans l'épon et les coupes contrastées par l'acétate d'uranyl et le citrate de plomb.

C = columelle; *e* = endexine; *ed* = région dense de l'endexine; *eg* = région de l'endexine présentant des granules ou des nodules plus ou moins cohérents; *gr* = structure grenue de la couche infratectale; *O* = orbicule; *P* = perforation; *S* = sole; *T* = tectum; *Se* = sexine; *N* = nexine; *V* = cavité.

Source : MNHN, Paris

ment endosculptée. Au niveau de la marge, entourant les apertures (Pl. 3, *1* et *4*), l'ectexine est moins épaisse, le tectum est faiblement rugulé et perforé (Pl. 2, *4* et *10*), la strate grenue particulièrement ténue disparaît et la sole amincie est contiguë au tectum (Pl. 3, *1* et *4*). L'endexine, dans sa partie la plus interne, présente des fragments qui paraissent libres et noyés dans la région la plus externe de l'intine. Sous l'aperture, l'endexine est brusquement épaissie.

La structure de l'exine des deux espèces *R. alaternus* (I. QUASDORF, 1974) et *R. utilis* est comparable, avec toutefois une différence au niveau de la strate infratectale. Chez *R. utilis*, la structure grenue paraît fine et bien nette; elle correspond à la définition que M. VAN CAMPO & B. LUGARDON en ont donnée en 1973. Chez *R. alaternus*, la structure grenue est moins évidente; en fait, parmi les grains trés irréguliers de sporopollénine, des columelles de forme irrégulière sont observables : elles correspondent soit à des amas de grains (d'après I. QUASDORF, Pl. 39, fig. 3), soit á un gros grain (d'après I. QUASDORF, Pl. 40, fig. 1) établissant ainsi la jonction entre le tectum et la sole. Une telle variation de structure de la couche infratectale au sein d'un même genre a déjà été décrite dans le pollen des *Annonaceæ* (A. LE THOMAS & B. LUGARDON, 1976).

Lorsque le pollen mûr est prélevé directement dans l'anthére, les orbicules (ou corps d'Ubish) sont localisés dans les mailles du réseau supratectal et au niveau des perforations (Pl. 2, *2*, *8*, *9*). Ces orbicules ont parfois pu être observés au niveau des perforations de la marge dans la région oú le tectum repose directement sur la sole, c'est-à-dire oú la couche infratectale est absente.

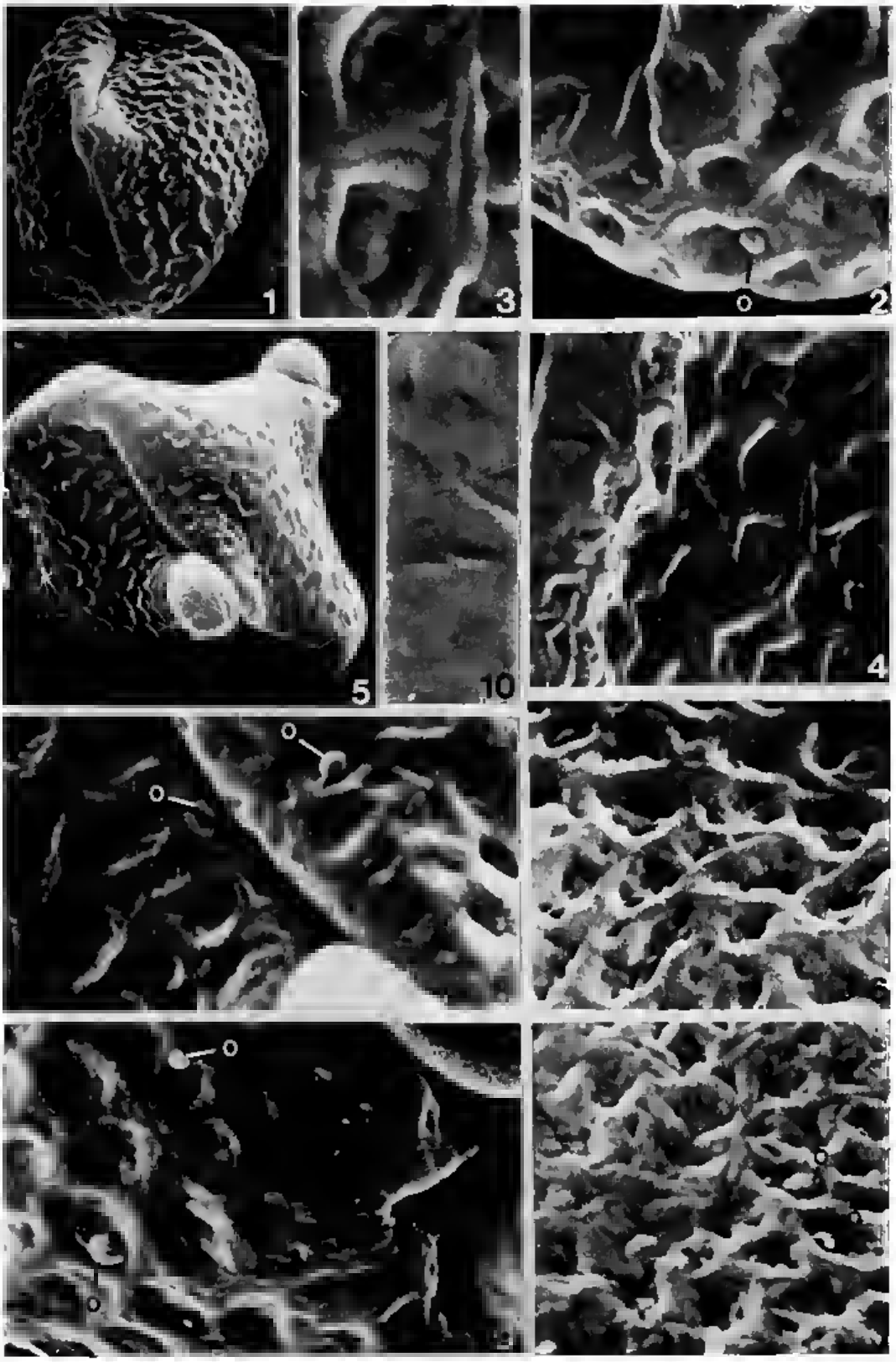
Zizyphus spina-christi (L.) Willd.

Comme dans le genre *Rhamnus*, le pollen est tricolporé, tecté, rugulé, fovéolé et perforé (au MeB); chaque rugule formée par des stries aboutit aux perforations ou aux fovéoles (Pl. 4, *1*). Lorsqu'on observe du pollen mûr, non acétolysé et simplement rincé à l'eau distillée, de nombreux orbicules de petites dimensions peuvent encore recouvrir le tectum, localisés sur les perforations et les fovéoles, notamment au niveau de l'intercolpium (Pl. 4, *2*). Au pôle, où le tectum est rugulo-strié, exceptionnellement perforé, les orbicules sont rares.

Dans les *Rhamnaceæ*, on constate donc que les orbicules sont petits et semblent toujours liés aux perforations et aux fovéoles, tandis que, dans les Célastrales[1], ceux que nous avons pu observer ont des dimensions beaucoup plus grandes et sont répartis de façon anarchique à la surface de l'exine.

1. Par l'étude du pollen, l'ordre des Célastrales comprend les familles des *Celastraceæ*, des *Hippocrateaceæ*, des *Siphonodontaceæ* et des *Stackhousiaceæ* dont les caractères aperturaux sont très proches, ainsi que les *Phellinaceæ*, les *Aquifoliaceæ*, les *Oncothecaceæ*, les *Salvadoraceæ*, les *Icacinaceæ*, les *Sphenostemonaceæ* et les *Goupiaceæ* dont les caractères de l'exine sont voisins et s'enchaînent (D. LOBREAU-CALLEN. 1975b et sous presse).

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Rhamnus utilis** Pursh. (*Arboretum de Chevreloup*), pollen non acétolysé : **1**, aperture × 2 250; **2**, réseau supratectal, microrugules et orbicule recouvrant une perforation × 11 000; **3**, mur du réseau strié × 22 000; **4**, tectum microrugulé faiblement perforé au niveau de la marge et tectum supraréticulé, microrugulé et perforé dans l'intercolpium × 11 000; **5**, aperture × 2 250; **6**, perforations du tectum situées à la base du mur du réseau et dans le fond des mailles × 11 000; **7**, orbicules recouvrant des perforations × 11 000; **8**, orbicule recouvrant des perforations tectales au niveau de la marge × 11 000; **9**, obicules × 11 000; **10**, exine au niveau de la marge × 22 000.

Source : MNHN, Paris

D'autre part, chez *Rhamnus* et *Zizyphus*, ainsi que chez les quelques Rhamnacées qui ont été étudiées jusqu'à présent (*Frangula*, *Oreoherzogia*, I. QUASDORF, 1974) on rencontre une structure infratectale grenue à columellaire (columelles très irrégulières, de forme variable), de l'ectexine et des types d'ornementation (réseau et rugules supratectaux) qui n'ont pas été observés dans les Célastrales (D. LOBREAU-CALLEN, 1975a, b).

Chytranthus longiracemosus Gilg. (*Sapindaceæ*)

Le pollen est tricolporé (Pl. 3, *6*). Le tectum est finement rugulo-strié et perforé. Dans l'intercolpium (Pl. 3, *8*), l'ectexine comprend un tectum perforé reposant sur de courtes columelles et une sole aussi épaisse que le reste de l'ectexine. Il n'y a pas d'endexine. Au niveau des apertures (Pl. 3, *9*), sous la marge lisse, la sole forme une costæ et l'endexine très réduite est présente. Dans la région des endoapertures, les columelles infratectales sont libres à leur base.

Comparée à celle des Célastrales, l'ultrastructure de l'ectexine du pollen de *Chytranthus* n'est différente qu'au niveau des endoapertures où la base des columelles est libre. Ce type de structure exinique aperturale se rencontre également chez les *Staphyleaceæ*. On peut, en outre, remarquer l'ornementation striée du tectum chez *Chytranthus*, ornementation que l'on ne rencontre pas dans le pollen des Célastrales.

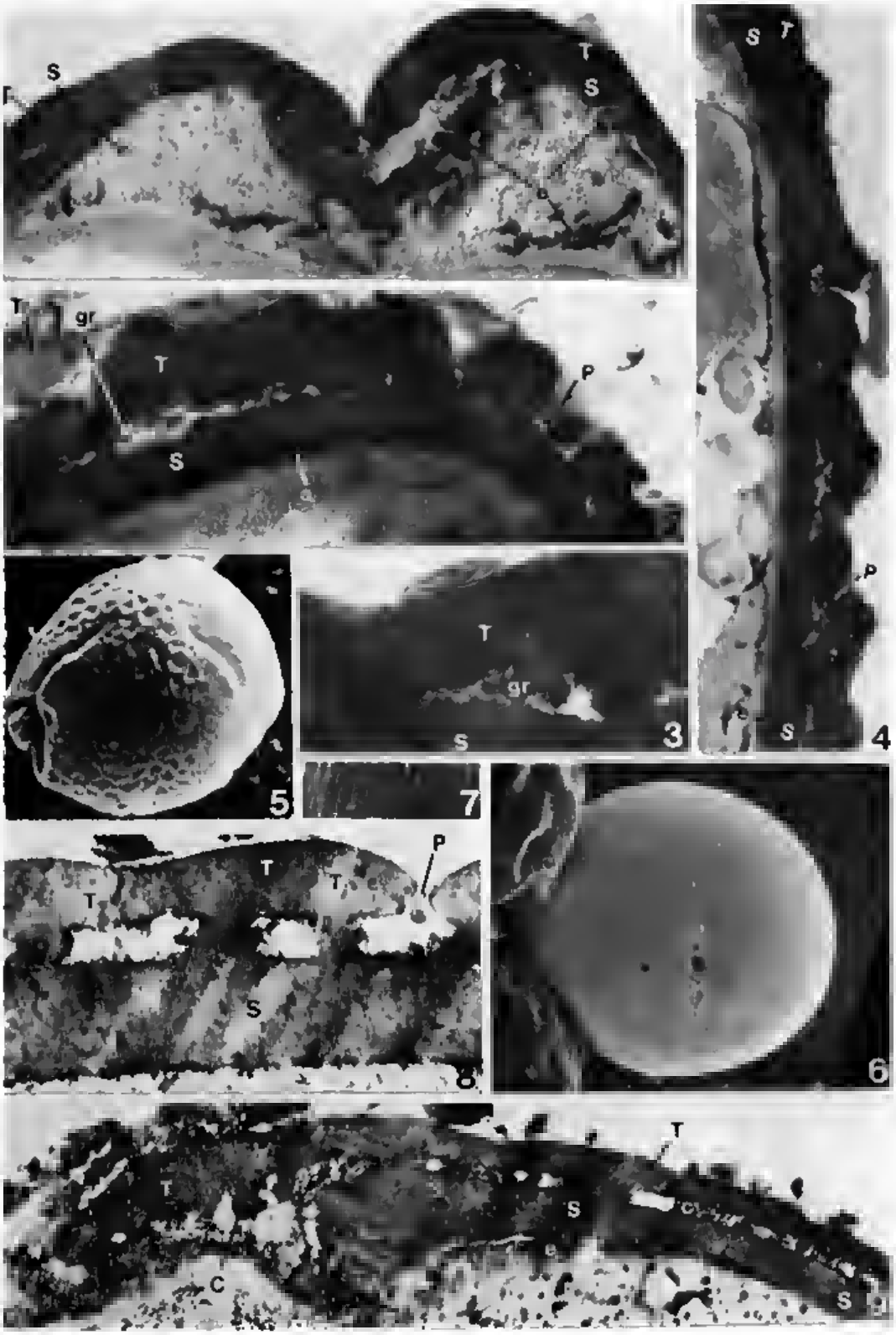
Chez *Tricolporopollenites sooi*, pollen fossile du Crétacé inférieur, étudié en microscopie électronique à transmission (MeT) par M. KEDVES & A. PARDUTZ (1973), la structure de l'exine au niveau des apertures est comparable à celle des grains des *Sapindaceæ* et des *Staphyleaceæ*. Par ses dimensions et l'ensemble de ses caractères (tectum perforé, columelles courtes...), ce pollen pourrait être rapporté aux Sapindales.

D'après J. HUTCHINSON et A. CRONQUIST, les *Euphorbiaceæ* présenteraient certains caractères communs avec les Célastrales d'où elles seraient issues. Le pollen de cette famille montre, comme dans les Célastrales, une ornementation crotonoïde ou parfois clavée (D. A. LARSON, J. J. SKVARLA & C. W. LEWIS, 1962; M. L. FREAN, 1973). Cependant, les coupes d'exine des quelques *Euphorbiaceæ* étudiées (*Croton*, *Ricinus*, *Manihot*) montrent que les clavæ sont libres au sommet et reposent sur un semi-tectum, alors que chez les Célastrales (*Aquifoliaceæ*, *Icacinaceæ*, *Celastraceæ*)[1] elles peuvent être soudées au sommet (Pl. 4, *3* et *4*, D. LOBREAU-CALLEN, 1975a et c) et reposent sur la sole. Une étude plus approfondie du pollen des Euphorbiales serait nécessaire pour reconnaître ces caractères comme distinctifs entre ces deux familles.

EN CONCLUSION, les quelques études ultrastructurales qui ont été faites sur l'exine des Célastrales et groupes voisins tendent :

1. Dans l'ensemble des *Rosidæ* (*sensu* A. TAKHTAJAN, 1973) on note cette même tendance à la soudure des têtes des clavæ ou des gemmules qui reposent directement sur la sole (D. LOBREAU, 1967, 1970, D. LOBREAU-CALLEN, 1975a, c, sous presse, S. S. LARSEN, 1975).

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Rhamnus utilis** Pursh. (*Arboretum de Chevreloup*), pollen non acétolysé : **1**, exine au niveau de l'aperture × 18 000; **2**, exine dans un intercolpium, montrant une structure grenue × 24 000; **3**, la structure grenue × 30 000; **4**, exine à proximité de la marge (en haut de la photographie) où la structure grenue est absente × 12 000; **5**, vue polaire × 2 200. — **Chytranthus longiracemosus** Gilg. (*F. Hallé 319*, P), pollen acétolysé : **6**, aperture et marge × 1 200; **7**, exine rugulo-striée × 3 600; pollen non acétolysé : **8**, exine dans un intercolpium, pas d'endexine × 55 000; **9**, exine au niveau d'une endoaperture coupée transversalement (parallèlement à l'équateur du pollen), columelles « pendantes », costae × 16 000.

Source : MNHN, Paris

— à confirmer l'homogénéité de la structure exinique chez les *Celastraceæ*, telle qu'on a pu l'observer en microscopie photonique ou au MeB, même dans les pollens composés;

— à mettre en évidence des caractères de structure exinique propres aux *Rhamnaceæ :* structure grenue de l'ectexine et orbicules supratectaux associés aux fovéoles et aux perforations chez certains genres, et aux *Sapindaceæ:* columelles libres à leur base au niveau des endoapertures.

Remerciements : Je tiens à remercier très vivement M. Guinet, Directeur adjoint à l'E.P.H.E. (Laboratoire de Palynologie du C.N.R.S. à Montpellier), qui a bien voulu me faire part de ses précieuses critiques.

Les observations en microscopie électronique à transmission ont été réalisées au Laboratoire de Pathologie Végétale du C.N.R.A. à Versailles, grâce à l'obligeance de M. le Pr P. Cornuet et de Mme E. Michon.

Les études en microscopie électronique à balayage ont été réalisées aux Laboratoires de Géologie de M.N.H.N. et de Micropaléontologie de l'Université de Paris VI.

Références bibliographiques

Cronquist, A. — The evolution and classification of flowering plants, W. C. Steere & H. B. Glass ed., New York, 396 p. (1968).

Frean, M. L. — Exine stratification and fine structure of the pollen wall of *Croton gratissimus* Burch. subsp. *subgratissimus* (Prain) Burtt Davy, Pollen et Spores **15** (3-4) : 353-362 (1973).

Hooker, J. D. — *in* Bentham, G. & Hooker, J. D., Genera Plantarum **1**, Conspectus : V-XII, Olacales, Célastrales : 342-371 (1862).

Hutchinson, J. — The families of flowering plants, Clarendon Press, Oxford : 368 p. (1959).

— Evolution and phylogeny of flowering plants, Academic Press, London et New York, 717 p. (1969).

Kedves, M. & Pardutz, A. — Ultrastructure investigations of Angiospermatophyte pollens from the Lower Eocene, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **18** (1-2) : 135-154 (1973).

Kurtz, F. — J. As. Soc. Beng. **39** (2) : 73 (1870).

Larson, D. A., Skvarla, J. J. & Lewis, C., Jr. — An electronmicroscope study of exine stratification and fine structure, Pollen et Spores 4 (2) : 233-246 (1962).

Le Thomas, A. & Lugaroon, B. — De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées, Adansonia **15** (4) : 543-572 (1976).

Lobreau, D. — Contribution à l'étude du pollen des *Malpighiaceæ* d'Afrique, Pollen et Spores **9** (2) : 241-277 (1967).

— *Cneoraceæ*, *in* Palynologie africaine, Bull. Inst. Fond. Af. Noire **31**, A, 2, pl. 177 (1969).

Lobreau-Callen, D. — Le pollen des Célastrales et groupes apparentés, Thèse Doct. Sci. nat., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, Arch. Orig. C.N.R.S., n° 8 071, 156 p., 9 fig., 15 tabl., 50 pl. h.-t. (1975a).

— Les pollens colpés dans les Célastrales : interprétation nouvelle de l'aperture simple, C. R. Acad. Sc., Paris, ser. D, **280** : 2547-2550 (1975b).

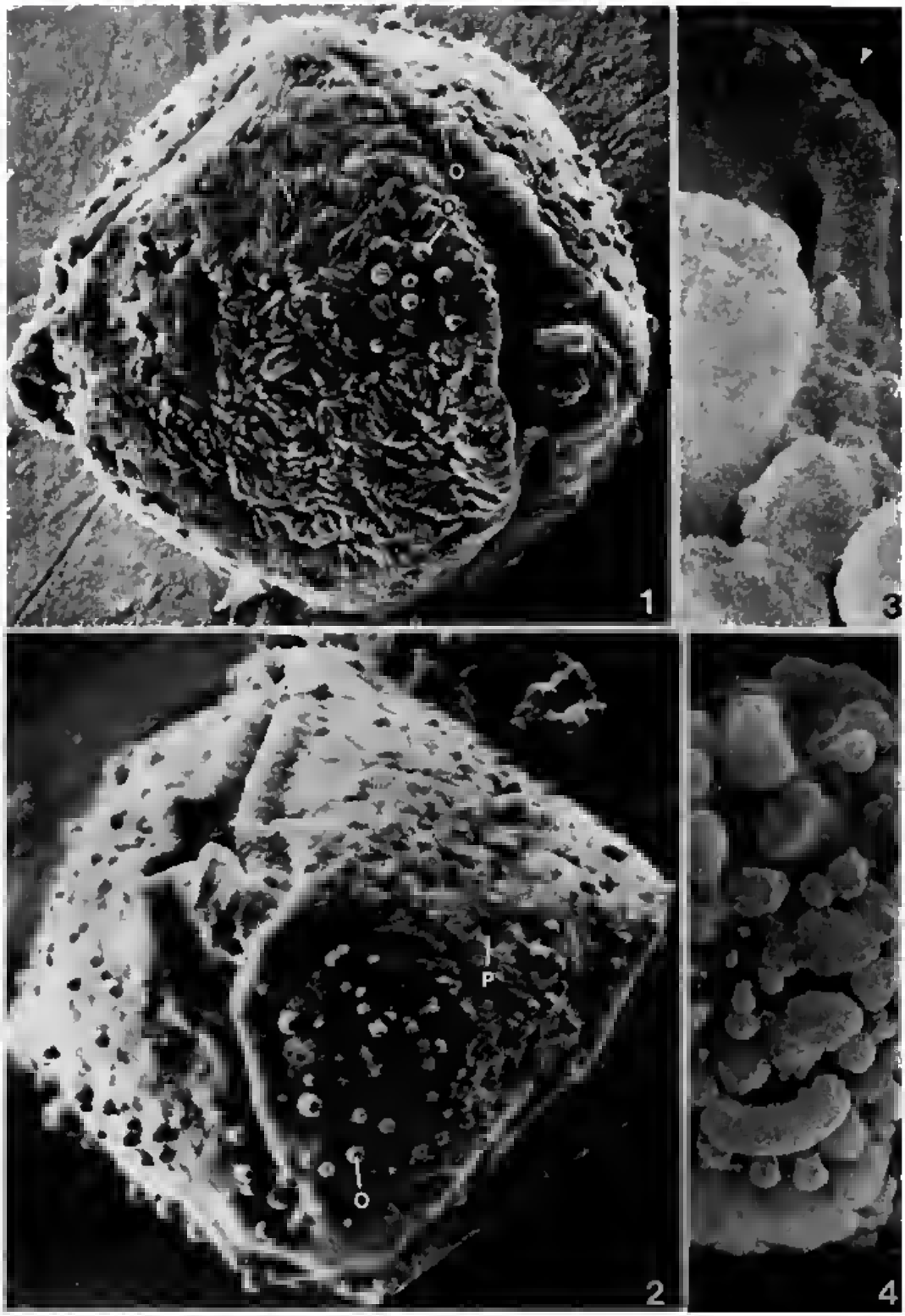
— Les variations dimensionnelles du pollen du genre *Ilex* (*Aquifoliaceæ*), Symposium Taxons-Guides en Palynologie, 8-11 octobre 1975c, Bull. Soc. Bot. Fr. (sous presse).

— Les pollens des Célastrales. Illustrations et commentaires, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier **2**, 43 pl. (sous presse).

Lobreau-Callen, D. & Lugardon, B. — L'ectoaperture à replis du pollen des *Celastraceæ*, Naturalia Monspeliensia **23-24** : 205-210 (1973).

Quasdorf, I. — Pollenmorphologischer Beitrag zur Kenntnis der verwandschaftlichen Beziehungen der *Rhamnaceæ*-Gattungen *Frangula* Mill., *Oreoherzogia* W. Vent, *Rhamnus* L., Fedde Repert. **85** : 337-344, pl. 38-45 (1974).

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **Zizyphus spina-christi** (L.) Willd. (*Leredde 815*, G), pollen non acétolysé : **1**, pollen nettoyé, débarrassé de la plus grande partie de la tryphine, montrant bien son ornementation rugulée, les perforations et quelques orbicules en place × 4 000; **2**, pollen recouvert de tryphine et présentant de nombreux orbicules recouvrant les perforations × 4 000. — **Ilex glomerata** King (*Pételot 4240*, P), pollen acétolysé : **3**, soudure de deux têtes de clava striées × 14 000; **4**, nombreuses clavæ soudées dans un intercolpium × 2 700.

Source : MNHN, Paris

TAKHTAJAN, A. — Flowering plants origin and dispersal, Oliver & Boyd ed., Edinbourgh, 310 p. (1969).
— Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen, Fischer ed., Jena, 189 p. (1973).
VAN CAMPO, M. & GUINET, Ph. — Les pollens composés, l'exemple des *Mimosaceæ*, Pollen et Spores **3** : 201-218 (1961).
WAANDERS, G. L. & SKVARLA, J. J. — Fine structure of *Staphyleaceæ* pollen walls, Pollen et Spores **10** (3) : 475-478 (1968).
WAANDERS, G. L., SKVARLA, J. J. & PYLE, C. C. — Fine structure of *Hippocrateaceæ* pollen walls, Pollen et Spores **10** (2) : 189-196 (1968).
WETTSTEIN, R. — Handbuch der Systematischen Botanik, F. Deuticke ed., Leipzig, ed. 4, 1 152 p. (1935).

C.N.R.S.,
Laboratoire de Phanérogamie
et L.A. 218 au C.N.R.S.,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 93-105, 1976.

POUR UNE CONCEPTION STRUCTURALE ET OUVERTE DES CLASSIFICATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES

par B. DESCOINGS

RÉSUMÉ : Après un rappel du principe des classifications basipètes et des classifications basifuges, est exposée une conception différente des classifications et son application au domaine de la phytogéographie. La valeur des critères employés dans les classifications phytogéographiques est discutée et une hiérarchie est établie en fonction de la capacité de généralisation et de quantification des caractères retenus. Il en ressort que les classifications phytogéographiques générales ne devraient être basées que sur les données de la structure de la végétation. Pour ce qui concerne les formations herbeuses, ces données peuvent être recueillies selon une méthode normalisée d'analyse structurale de la végétation décrite par ailleurs. Un exemple d'application des idées exposées est donné, pour finir, sous la forme d'un modèle de classification structurale des formations herbeuses.

SUMMARY: After a recalt of principles of the basipetal and basifugal classifications is laid a different conception of the classifications and its application to the phytogeographical field. The value of the criteria employed in phytogeographical classifications is discussed and a hierarchy is established in relation to the capacity of generalization and quantification of the retained characters. It appears that the general phytogeographical classifications should only be based on data of the structure of the vegetation. Concerning grassland formations these data can be collected according to a normalized method of structural analysis of the vegetation moreover described. An exemple of application of these exposed ideas is given at the end, under the form of a model of structural classification of the grassland formations.

***

La classification des types de végétation pose aux phytogéographes des problèmes souvent difficiles, loin d'être tous entièrement résolus. Il n'est pour s'en convaincre que de lire les analyses et critiques nombreuses et pertinentes qui s'adressent aux modèles actuellement proposés pour la classification des formations végétales, YANGAMBI (C.S.A., 1956); KÜCHLER, 1967; F. R. FOSBERG, 1967; UNESCO, 1969, pour ne citer que les principaux et plus récents.

C'est pourquoi l'optimisme exprimé par A. AUBRÉVILLE (1965) dans son plaidoyer pour la classification de Yangambi semble quelque peu prématuré, et l'extension qu'il préconise, de ladite classification, à l'ensemble des tropiques du globe appelle des réserves certaines. L'intérêt essentiel de la classification proposée à Yangambi est d'exister et d'avoir

Source : MNHN, Paris

été élaborée à l'intention des régions tropicales. Mais penser qu'elle est au point, même pour l'Afrique, équivaut à vouloir ignorer les difficultés pratiques de son utilisation, ses ambiguïtés et ses lacunes. Nous les avons analysées par ailleurs (B. DESCOINGS, 1973) pour ce qui concerne les formations herbeuses.

1. — CONCEPTION GÉNÉRALE DES CLASSIFICATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES.

L'établissement des classifications phytogéographiques s'opère normalement selon deux processus possibles, que l'on considère généralement comme inconciliables (F. R. FOSBERG, 1967).

a. Le système le plus simple consiste à procéder de bas en haut pour dresser une classification que l'on peut qualifier de basifuge[1]. Les unités de végétation les plus petites que l'on décrit ou recense sont regroupées, selon une hiérarchie plus ou moins bien définie, dans des unités de classification de plus en plus larges et de rang de plus en plus élevé. Ce processus, valable lorsqu'il s'agit de classer un nombre relativement modeste d'unités de végétation, convient particulièrement pour les études locales ou régionales. La classification de Yangambi est de cette nature.

Le système basifuge se caractérise souvent par un manque de normalisation dans les définitions et dans la nomenclature, par une certaine hétérogénéité des unités homologues et des critères de hiérarchisation. Ceci provient essentiellement de ce que l'on a tendance à regrouper tant bien que mal des éléments souvent hétérogènes, avec parfois des compromis délicats.

Par ailleurs, les unités reconnues postérieurement à l'établissement de la classification entrent dans le cadre établi avec plus ou moins de facilité.

b. Le second système suit une démarche en principe plus rationalisée et opère de haut en bas, pour arriver à une classification basipète[2]. On considère au départ l'ensemble des unités de végétation, dans lequel on établit des subdivisions de plus en plus fines. Les critères devant distinguer, et donc définir, les différentes unités, ainsi que la hiérarchie de ces critères, sont choisis d'une manière critique. Le cadre de la classification est ensuite construit et prévoit normalement tous les cas susceptibles d'être rencontrés.

Dans la pratique, des difficultés apparaissent rapidement, lorsque le choix des critères n'a pas été fait rationnellement, quand la hiérarchie choisie est mauvaise, ou plus simplement si la construction n'est pas rigoureusement symétrique. La classification de FOSBERG (1967) et celle de l'UNESCO (1969) répondent à ce système. Après d'autres auteurs (B. AMBROISE, 1972; A. W. KÜCHLER & J. M. MONTOYA-MAQUIN, 1971; etc.),

1. Cet adjectif est pris ici dans son sens courant et sans intention de créer une terminologie particulière.
2. Même remarque que pour basifuge.

Source : MNHN, Paris

nous en avons montré certaines faiblesses (B. Descoings, deux notes en préparation).

Ces deux systèmes, basifuge et basipète, aboutissent à des classifications dont le cadre de construction rigide est établi d'une manière quasi définitive et n'autorise que des modifications très limitées.

c. En fait, il est possible de chercher à concilier les deux démarches précédentes et, en partant, des éléments recueillis pour une classification basifuge, de construire une classification basipète.

Ce processus comporte deux étapes. Dans un premier temps, on opère sur un certain nombre des unités de végétation à classer une analyse plus ou moins poussée réalisée selon un protocole rationalisé. Il convient, en effet, d'obtenir des données normalisées, ce qui implique un effort fructueux dans la recherche et le choix des critères à utiliser pour la description et la définition des types de végétation.

La seconde étape consiste en l'élaboration de classifications. Tous les critères que l'on a retenu (par ex. : nombre de strates, taille, recouvrement, composition en types biologiques, etc.) sont considérés, au départ, comme ayant la même valeur. Et c'est en fonction de l'objectif fixé à la classification qu'est instaurée une hiérarchie des critères. De la sorte, à partir des données recueillies au cours de la première phase, il est possible, en modifiant la hiérarchie des critères, de construire plusieurs classifications différentes.

Ainsi, à l'intérieur d'une région donnée et dans une optique d'application pastorale, la classification des unités de végétation peut privilégier parmi les critères disponibles : la biomasse ou le biovolume produit, le recouvrement du peuplement graminoïde, puis les types biomorphologiques des espèces graminoïdes[1]. Dans une autre dition, l'élément important sera la taille et le recouvrement du peuplement ligneux considéré comme pâturage aérien. A petite échelle, au niveau du continent africain, apparaissent comme plus importants : la composition en types biomorphologiques du peuplement graminoïde, le nombre et la taille des strates du peuplement ligneux, etc.

Une fois dressée la liste des critères et établie leur hiérarchie, la classification recherchée se construit facilement en établissant toutes les combinaisons réalisables entre les divers critères retenus à chaque niveau de subdivision.

Une telle approche présente plusieurs avantages. Elle ne nécessite pas le recensement exhaustif préalable des unités à classer. La construction obtenue étant, par définition, symétrique, toutes les unités connues ou à connaître peuvent s'y insérer sans aucune difficulté, puisque la classification utilise les mêmes critères et les mêmes termes que les descriptions des unités de végétation.

Cette conception offre au phytogéographe un large éventail de possibilités, variant selon l'objectif visé, l'échelle du travail, le degré de finesse et le nombre des caractères choisis. Elle autorise, de plus, l'utilisation des

1. Les exemples cités concernent exclusivement les formations herbeuses.

Source : MNHN, Paris

moyens informatiques pour l'enregistrement et le tri des données, et aussi pour la confection des classifications elles-mêmes. En contrepartie, elle oblige à une rationalisation du travail assez poussée, mais en fin de compte bénéfique.

Cette démarche qui nous a été inspirée par des recherches antérieures de taxinomie trouve un fondement d'ordre mathématique dans les travaux de plusieurs auteurs. En effet, une solution du même genre que celle exposée ci-dessus a été ébauchée par R. Berazain (1971), B. Ambroise (1972) et G. Waksman (1973) et développée sur le plan des principes par M. Godron (1975) et par Ch. Sauvage, M. Godron, R. Berazain & B. Ambroise (note en préparation : Linéaments d'une classification « ouverte » de la végétation).

Par opposition aux classifications de conception classique, basifuge et basipète, que l'on pourrait qualifier de classifications « fermées », nous serions porté à dénommer classifications « ouvertes » celles qui sont réalisées par le processus décrit ci-dessus[1].

Ajoutons enfin que l'on peut trouver dans cette conception « ouverte » des classifications phytogéographiques une réponse au problème fort bien posé par F. R. Fosberg (1967) de la nécessité de classifications nombreuses adoptées, chacune, à un objectif précis. De plus, ce système, outre qu'il permet, et très rapidement, la confection de multiples classifications, les rend compatibles et comparables entre elles parce qu'issues des mêmes données de base.

2. — VALEUR ET HIÉRARCHIE DES CRITÈRES.

La plupart des phytogéographes s'accordent sur la nature et l'intérêt des critères à utiliser dans les classifications phytogéographiques.

En suivant A. Aubréville (1965), nous retiendrons que, schématiquement, les classifications phytogéographiques font appel à des considérations physionomiques, écologiques, floristiques et évolutives. D'une façon très générale, les critères physionomiques sont considérés comme les plus intéressants et comme devant être retenus préférentiellement. Mais la pratique diverge assez sérieusement des principes exposés, pour des raisons très diverses.

L'optique essentiellement structurale qui oriente notre démarche nous a amené à reconsidérer les critères usuels sous l'angle de leurs rapports avec la végétation elle-même, de leur capacité à fournir des données quantifiables, de leur degré de généralisation.

Les critères écologiques sont capables de fournir une masse considérable de données sur le milieu dans lequel se développent les formations

1. M. Godron (1975 et communication verbales), qualifie pour sa part de « classification ouverte » la simple liste des critères retenus pour effectuer la première opération (description des objets à classifier). B. Ambroise (1972 et note manuscrite), de son côté, appelle « classifications spécialisées » les diverses classifications obtenues par la seconde opération (choix, hiérarchie et combinaison des critères de classification).

Source : MNHN, Paris

végétales à classer et sur les relations entre la végétation et le milieu, mais, dans un certain sens, ils n'informent pas sur les formations végétales elles-mêmes. Et définir ou classer des formations végétales par les conditions du milieu consisterait un peu à définir un objet par son support et par son environnement, et non par ses caractères propres.

Les données écologiques sont extrêmement précieuses pour connaître les causalités, autres que génétiques, des formations végétales (structure, dynamisme, origine, évolution, répartition). Elles peuvent, dans certains cas, servir à caractériser les formations végétales à différentes échelles. Mais les critères écologiques demeurent toujours extrinséques á la végétation et extrêmement hétérogènes quant à leur capacité à être quantifiés et généralisés.

Sur les critères floristiques, existe une réelle unanimité de principe. Bien que, par définition, parfaitement intrinséques à la végétation, les données floristiques présentent deux graves inconvénients. Elles nécessitent, de la part aussi bien des phytogéographes que des utilisateurs des classifications, une connaissance floristique à la fois détaillée, au niveau des flores régionales, et très large, capable de couvrir plusieurs domaines floristiques. Or, c'est là un écueil important pour ceux qui ont à s'intéresser à la végétation sans être floristes ou qui doivent travailler dans des régions très diverses.

Le second obstacle à l'utilisation des données floristiques est insurmontable. Il s'agit de l'impossibilité, sur le plan phytogéographique, de comparer des végétations définies par des flores différentes. Comment, par exemple, comparer et classer une savane à *Hyparrhenia rufa* de Madagascar, une savane à *Loudetia demeusei* du Congo, une savane à *Andropogon gayanus* du Mali et une savane à *Byrsonima verbascifolia* de Guyane?

Les données floristiques, bien qu'intrinsèques à la végétation, sont inutilisables en dehors du cadre des unités territoriales floristiques. Elles ne sont pas, de ce fait, généralisables et restent difficiles à quantifier utilement.

Les critères évolutifs intéressent directement la végétation et lui sont intrinséques. Mais ils envisagent, en fait, non l'aspect statique présent de la végétation, mais son aspect dynamique : évolution dans le temps, dans l'espace, sous l'action de facteurs divers, etc. Les données concernant l'évolution peuvent, dans une certaine mesure, être largement généralisables, mais elles ne sont pas directement quantifiables et, surtout, elles ne peuvent être utilisées pour décrire les éléments statiques des végétations.

La physionomie de la végétation correspond, selon les auteurs, à des concepts plus ou moins larges, mais généralement plutôt flous. Dans son acception la plus large, ce terme recouvre ce que F. R. Forsberg (1967) distingue sous les vocables de physionomie (apparence externe, résultant de la structure et de la fonction, mais ne devant pas être confondu avec), de structure (arrangement dans l'espace des composants) et de fonction (caractéristiques de l'adaptation au milieu). Il semble en fait indispensable de séparer les deux notions qui sous-tendent ce que l'on appelle couramment la « physionomie » d'une végétation.

Source : MNHN, Paris

La première notion concerne la morphologie d'ensemble, l'apparence, externe, une rèsultante d'impressions visuelles qui s'adresse aussi bien aux aspects de la végétation qu'à des formes particulières de végétaux. Ces données rèellement physionomiques sont souvent parfaitement valables et facilement compréhensibles, mais non quantifiables parce que basées sur une synthèse subjective et parfois subconsciente d'images globales. Les termes physionomiques utilisés ordinairement (forêt-parc, bush, fourré, prairie aquatique, etc.) traduisent essentiellement des paysages végétaux à la fois bien typés et malaisés à définir comme à décrire. Ainsi les données purement physionomiques, si elles sont intrinsèques à la végétation et généralisables, ne paraissent guère quantifiables.

La seconde notion est beaucoup plus intéressante, car elle se rapporte à l'arrangement dans l'espace des composantes de la végétation, autrement dit à la *structure* de la végétation. Par données de structure, nous considérons ici les caractères se rapportant uniquement ou essentiellement à la morphologie de la végétation et des végétaux composant la végétation. Il s'agit principalement des proportions relatives des composants de la végétation (types biologiques, types morphologiques, types biomorphologiques, des plantes graminoïdes, des ligneux, des herbacées) et de la disposition dans l'espace de ces composants (stratification, recouvrement, taille, biovolume, biomasse). Les données structurales possèdent l'avantage d'être les plus intrinsèques à la végétation, d'être quantifiables et d'être enfin absolument généralisables. Elles ne sont évidemment pas ignorées des phytogéographes, mais souvent mal définies et mal conçues; elles n'ont guère été, semble-t-il, utilisées de manière systématique et normalisée.

Nous voyons, ainsi, que, dans une optique de rationalisation et de normalisation de la collecte et de l'exploitation des informations, les données physionomiques, structurales, écologiques, floristiques et évolutives, considérées comme des critères utilisables dans les classifications phytogéographiques montrent des qualités bien différentes. Et on peut les classer de la manière suivante :

Critères intrinsèques à la végétation, quantifiables et généralisables : *critères structuraux.*

Critères intrinsèques à la végétation, non quantifiables :

— plus ou moins généralisables : *critères physionomiques,*
critères évolutifs.

— non généralisables : *critères floristiques.*

Critères extrinsèques à la végétation, diversement quantifiables et généralisables : *critères écologiques.*

Ce très sommaire schéma démontre que, dans la pratique, l'utilisation des critères de classification doit répondre à une certaine logique si l'on désire parvenir à des classifications homogènes, compréhensives et largement utilisables.

Source : MNHN, Paris

3. — PRINCIPES DES CLASSIFICATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES STRUCTURALES.

Toutes les grandes classifications phytogéographiques font appel à des critères d'ordres variés et certains phytogéographes, conscients des difficultés créées par l'emploi simultané de critères trop divers, pensent que les classifications phytogéographiques générales devraient être principalement structurales.

La rapide analyse qui précède, basée sur une étude détaillée des problèmes de la structure des formations herbeuses (B. DESCOINGS, 1971, 1973), nous conduit à dire que les critères employés dans les classifications phytogéographiques devraient être rationnellement hiérarchisés et que, par voie de conséquence, les classifications les plus générales devraient être *uniquement* structurales.

Il est parfaitement légitime d'employer pour la construction d'une classification tous les critères dont on peut disposer. Mais il demeure indispensable de savoir que ces critères, de valeur informative peut-être uniforme, ne présentent pas le même poids dans une classification.

Comme, pratiquement, toutes les études locales ou régionales emploient des classifications déjà existantes ou déterminent la construction de nouvelles classifications à des niveaux trés variés, il serait souhaitable qu'une certaine harmonie préside, au plan conceptuel, à l'élaboration de ces classifications, afin de les rendre aussi compatibles que possible les unes avec les autres.

Ceci implique de respecter la hiérarchie des critères telle qu'elle ressort du schéma présenté ci-dessus et qui indique les possibilités de généralisation et de quantification des divers ordres de critéres. En effet, la valeur discriminante des caractères s'avère être fonction du niveau de perception, c'est-à-dire, en fait, de l'échelle du travail (niveau local, régional, général, au sens de G. LONG, 1969) et des objectifs fixés.

Et, dans la pratique, plus une classification phytogéographique voudra être générale, plus le choix des critères devra être restrictif, en sélectionnant d'une manière de plus en plus poussée les critères les plus intrinsèques à la végétation et les plus généralisables.

C'est ainsi que, pour ce qui concerne les classifications phytogéographiques générales, il s'avère indispensable d'abandonner les critères non intrinsèques à la végétation, non quantifiables, et ceux qui ne sont pas absolument généralisables. Et ce sont précisément les critères structuraux qui, à l'exclusion de la plupart des autres, présentent toutes les qualités requises pour la construction des classifications générales répondant convenablement à ce qu'on en attend, c'est-à-dire d'être à la fois une clef de détermination des unités de végétation et un cadre de rangement des unités recensées au fur et à mesure des études.

De plus, des classifications générales uniquement structurales et parfaitement généralisables auraient l'avantage de pouvoir fournir, pour des classifications plus limitées dans l'espace ou dans les objectifs, des éléments pré-établis assez facilement transposables.

Source : MNHN, Paris

4. — LES ÉLÉMENTS DE LA STRUCTURE DE LA VÉGÉTATION.

Pour ce qui concerne les formations herbeuses, nous avons déjà explicité à différentes reprises (B. DESCOINGS, 1971, 1973, 1975b) ce que nous entendons par structure de la végétation, précisé les caractères structuraux utilisables, défini une méthode permettant la collecte sur le terrain des données structurales et l'expression synthétique des informations ainsi rassemblées[1].

Le principe des classifications ouvertes oblige à collecter des données structurales selon un protocole préétabli et normalisé. Cette collecte peut se faire à l'aide d'un formulaire de terrain adéquat et la normalisation des informations synthétisées est assurée par un code descriptif (voir B. DESCOINGS, 1971, 1975b).

Toutes ces opérations peuvent être réalisées par un personnel peu spécialisé au départ, même peu au courant de la flore locale et pouvant être formé dans des délais rapides. La présentation synthétique des informations structurales fournit les éléments demandés par les classifications sous deux formes :

— une fiche structurale de formation herbeuse, dont le but est de visualiser les caractères (présence d'un peuplement ligneux, de certains types biologiques, morphologiques, biomorphologiques, etc.) et les valeurs de ces caractères (strates, pourcentages de recouvrement, proportions de types biomorphologiques, etc.) de la structure, sous forme de spectres et de diagrammes;

— une diagnose (exprimée en clair) de la structure de la végétation, établie selon un schéma précis et avec des termes codifiés.

Dans la pratique, ce système descriptif est de maniement assez aisé et présente le grand avantage d'être entièrement normalisé et codifié, permettant ainsi le stockage et l'exploitation des données par les moyens informatiques. Il assure également une grande objectivité dans les observations, l'opérateur devant répondre à des rubriques précises.

Son utilisation peut être facilement généralisée et pourrait permettre la réalisation d'un inventaire rationalisé des formations herbeuses et la constitution d'une base de données auxquelles l'adjonction d'autres informations, écologiques, en particulier, donneraient un intérêt accru.

5. — EXEMPLE DE CLASSIFICATION STRUCTURALE DES FORMATIONS HERBEUSES.

Les principes qui viennent d'être exposés ont fait l'objet d'une première application limitée aux formations herbeuses et dont on trouvera la présentation dans une autre note (B. DESCOINGS, 1975c). Nous nous

1. Le problème, plus complexe, des formations ligneuses que nous n'avons pas étudié, ne sera pas abordé ici.

Source : MNHN, Paris

limiterons ici à donner le tableau de base de la classification structurale et quelques explications sur son organisation.

Ce modèle de classification intéresse uniquement les formations herbeuses mais, par définition, les recouvre toutes. L'objectif poursuivi est l'établissement d'une classification phytogéographique générale, aussi les critères utilisés sont-ils tous d'ordre structural. L'unité de base de la classification étant la formation végétale[1], ont été retenus de préférence les critères structuraux les plus riches en informations sur la « physionomie » de la végétation[2]. La hiérarchie de ces critères tient compte à la fois des objectifs de la classification et du niveau de perception de la végétation (au sens de G. Long, 1969).

Précisons enfin que ce modèle, s'il répond à une optique particulière de la classification des formations herbeuses, n'en demeure pas moins avant tout, *une* proposition parmi les diverses solutions réalisables à partir des données structurales utilisées.

La classification structurale des formations herbeuses tient toute entière dans le tableau suivant :

Il s'agit là bien évidemment du schéma de base dont le développement complet, très volumineux, représente environ 6 000 combinaisons. Dans la pratique, c'est-à-dire dans la nature, de nombreuses combinaisons n'existent pas pour la raison que certaines valeurs de certains critères ne sont pas réalisées.

Ce tableau est dressé pour une classification générale et détaillée et, de ce fait, les différentes colonnes reprennent les échelles de valeurs et la terminologie utilisée pour la description des formations herbeuses selon notre méthode d'analyse structurale (B. Descoings, 1971).

Lorsque tout peuplement ligneux est absent de la formation herbeuse, celle-ci est dite « non boisée »; sa définition et sa classification s'opèrent sur les trois premières colonnes (1, 2, 3). Si un peuplement ligneux est présent, la formation herbeuse est dite « boisée »; sa définition et sa classification s'effectuent par la lecture d'abord des trois premières colonnes, relatives au tapis herbacé, puis des deux dernières (4 et 5), qui se rapportent au peuplement ligneux.

La colonne 1 donne une liste des types biomorphologiques, dans laquelle seuls ont été indiqués les T.B.M. les plus communément rencontrés. Cette liste n'est donc pas limitative. De plus, viennent s'y inscrire les couples de T.B.M. dominants pouvant être trouvés. Pour le choix du ou des T.B.M. dominants, on considérera comme dominant le T.B.M. fournissant au moins 90 % du biovolume (ou de la biomasse) total du peuplement graminoïde. Dans les autres cas, on retiendra les deux T.B.M. présentant les plus forts biovolumes (ou les plus fortes biomasses).

1. La formation végétale est comprise ici dans la définition qu'en donne le Code écologique du C.E.P.E. L. Emberger (M. Godron & al., 1968).

2. Par physionomie de la végétation, nous comprenons la morphologie d'ensemble de la végétation résultant de la combinaison des valeurs des différents caractères de la structure.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU DE CLASSIFICATION STRUCTURALE DES FORMATIONS HERBEUSES

1. Tapis herbacé seul présent = formation herbeuse non boisée (ou simple) :
   lire les colonnes 1, 2 et 3 (tapis herbacé).
2. Tapis herbacé et peuplement ligneux présents = formation herbeuse boisée (ou complexe) :
   lire les colonnes 1, 2 et 3, puis les colonnes 4 et 5 (peuplement ligneux).

Tapis herbacé

1	2	3
Types biomorphologiques (TBM) dominants dans le peuplement graminoïde (1 TBM supérieur ou égal à 90 % du biovolume ou 2 TBM codominants)	Taille de la strate graminoïde supérieure (appareil végétatif) dont le recouvrement est supérieur ou égal à 10 %	Recouvrement total des graminoïdes et des plantes non graminoïdes
Liste non limitative :		
T/C H/G	a : 0- 25 cm, ras	a : 0- 25 %, tr. clair
T/U C/R	b : 25- 50 cm, bas	b : 25- 50 %, clair
T/G Ph/C	c : 50-100 cm, élevé	c : 50- 75 %, ouvert
H/C	d : 100-200 cm, haut	d : 75-100 %, dense
H/U	e : plus de 200 cm, tr. haut	e : plus de 100 %, fermé

Peuplement ligneux

4	5
Stratification/taille du peuplement ligneux (noter toutes les strates)	Recouvrement total du peuplement ligneux
a : 0-2 m . . . . . buissonnant	a : 0- 25 % . . . . . très clair
b : 2-8 m . . . . . arbustif	b : 25- 50 % . . . . . clair
c : plus de 8 m . . . . . arboré	c : 50- 75 % . . . . . ouvert
d : a + b + c	d : 75-100 % . . . . . dense
e : a + b	e : plus de 100 % . . . . . fermé
f : a + c	
g : b + c	

N.B. Tout intervalle inclut sa limite inférieure et exclut sa limite supérieure.

Les colonnes 2 et 3 reproduisent les échelles de valeurs utilisées dans le code de description des formations herbeuses. Dans la colonne 2, on considère la taille atteinte par la strate supérieure (du peuplement grami-

Source : MNHN, Paris

noïde) dont le recouvrement des couronnes est supérieur à 10 %. Cette précision est destinée à ne pas surestimer la taille d'une formation donnée à cause de la présence de quelques plantes plus hautes surcimant un tapis plus bas. Dans le cas des T.B.M. basiphylles, on ne considérera que la taille de la sous-strate végétative. Dans la colonne 3, on note le recouvrement total des couronnes du tapis herbacé complet, en comprenant aussi bien le peuplement graminoïde que les autres herbacées non graminoïdes.

Dans la colonne 4 sont indiquées à la fois la stratification et la taille du peuplement ligneux. Les strates sont codifiées d'aprés une échelle de taille. Et l'on considérera également le nombre de strates existantes; c'est-à-dire une seule strate buissonnante, arbustive ou arborée, ou plusieurs strates selon les combinaisons possibles.

Dans la colonne 5, on note le recouvrement total du peuplement ligneux pris dans son ensemble.

La lecture du tableau s'opére trés simplement de la premiére à la troisième ou à la cinquième colonne, selon les cas, en relevant dans chaque colonne le qualificatif correspondant à la valeur du critère observée dans la formation étudiée. La formule obtenue comprend de la sorte 3 ou 5 termes décrivant la formation.

Ainsi, par exemple, dans le cas d'une formation dépourvue de ligneux : « formation herbeuse à T/U + H/C basse ouverte non boisée ». En clair, cela signifie que la formation herbeuse ne comporte pas de peuplement ligneux, que son peuplement graminoïde est essentiellement formé par les types biomorphologiques thérophyte uniculmaire et hémicryptophyte cespiteux, que sa taille se situe entre 25 et 50 cm et que le recouvrement de l'ensemble du tapis herbacé est de 50 à 75 %.

Pour une formation présentant des ligneux, la formule serait, par exemple : « formation herbeuse... boisée arborée arbustive claire ». Ce qui indique que le peuplement ligneux possède un recouvrement total allant de 25 à 50 % et qu'il est formé de deux strates, dont l'une a de 2 à 8 m de hauteur et dont l'autre est supérieure à 8 m de hauteur.

Telle qu'elle est construite, cette classification va très loin dans le détail et permet la distinction d'unités de végétation trés fines. Étant donné le principe de sa construction, on voit qu'il est facile de rendre cette classification encore plus discriminante, soit par l'adjonction de nouveaux critères, soit en détaillant les valeurs des critéres. Et, inversement, il est parfaitement possible de dresser d'autres classifications plus simples, donnant moins de possibilités, en utilisant moins de critères et en limitant le nombre des valeurs des critéres, par des échelles de valeurs plus condensées.

Nous donnons ci-dessous, comme exemple concret, la classification structurale, à un niveau phytogéographique général, des formations herbeuses du Congo et du Gabon.

Source : MNHN, Paris

6. — CONCLUSIONS.

Dans ce qui précède, nous avons essayé de dégager très schématiquement les grandes lignes d'une conception des classifications phytogéographiques fondée principalement sur la structure de la végétation et soutenue par une recherche de rationalisation du travail.

Parmi les différents critéres utilisables, les données structurales apparaissent á l'analyse comme les plus aptes à servir les desseins des phytogéographes classificateurs parce que les plus intrinséques à la végétation, parce que quantifiables et surtout parfaitement généralisables.

La normalisation du mode de collecte des données sur le terrain et la codification des informations permettent l'obtention d'éléments descriptifs utilisables aussi bien pour la description et la définition des unités de végétation que pour l'élaboration des classifications. Ce qui concilie les deux modalités habituelles, basifuge et basipéte, de la construction de ces classifications.

De la discussion des possibilités de normalisation des différents critéres ressort la nécessité d'une hiérarchisation raisonnée au moment de leur choix et d'une sélection sévère de ces critéres en fonction du niveau de généralisation souhaité pour les classifications projetées.

Un modèle de classification des formations herbeuses fournit, enfin, un exemple de la maniére dont peuvent être appliqués, dans la pratique, les principes précédents.

CLASSIFICATION STRUCTURALE GÉNÉRALE DES FORMATIONS HERBEUSES DU CONGO ET DU GABON

I. — Formations herbeuses non boisées :

1. d'H/Cb basses, claires à ouvertes (littoral Gabon et Congo);
2. d'H/Cb basses, denses (Gabon : Ngounié; Congo : Alima, Likouala sud);
3. d'H/Cb + H/Cc hautes, denses (Gabon : Haut-Ogooué);
4. de C/Rb très hautes, fermées (Congo : Niari, Kouilou);
5. de C/Rc très hautes, fermées (Congo : Basse-Sangha).

II. — Formations herbeuses boisées :

6. d'H/Cb basses, ouvertes, arbustives, très claires (Congo : Kouilou, Léfini);
7. d'H/Cb basses, denses, arbustives, très claires (Gabon : Nyanga);
8. d'H/Cb + H/Cc basses, denses, arbustives, très claires (Congo : Plateaux batékés);
9. d'H/Cb + H/Cc hautes, denses, arbustives, très claires (Congo : Likouala nord, Cataractes);
10. d'H/Cc très hautes, fermées, arbustives, très claires (Congo : Niari);
11. d'H/Cc + H/Cb hautes, denses, arbustives, très claires (Gabon : Nyanga, Haut-Ogooué);
12. d'H/Cc + H/Cb hautes, fermées, arbustives, claires (Gabon : Ngounié; Congo : Niari);
13. d'H/Cc + H/Cb très hautes, fermées, arbustives, très claires (Gabon : Nyanga);
14. d'H/Cc + HCb très hautes, fermées, arbustives, claires (Gabon : Haut-Ogooué).

Source : MNHN, Paris

Références bibliographiques

Ambroise, B. — Contribution aux classifications de la végétation. Classification « ouverte » et classifications spécialisées, Rapp. stage D.E.A. Écologie, Montpellier, 22 p., 1 tabl. (1972).

Aubréville, A. — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales, Adansonia, ser. 2, **5** : 153-196, 16 fig. (1965).

Berazain, R. — Contribution à l'étude de la classification de la végétation, Montpellier, Univ. Sc. Techn. Languedoc, Rapport D.A.E. Écologie, 30 p., 4 tabl. (1971).

C.S.A. — Conseil scientifique pour l'Afrique au sud du Sahara. Plytogéographie-Phytogeography. Réunion de spécialistes du C.S.A. en matière de phytogéographie, Yangambi (28 juill.-8 août 1965), Londres, Publ. Bureau C.C.T.A. 53 p., 10 fig. (publ. C.S.A., n° 22) (1956).

Descoings, B. — Méthode de description des formations herbeuses intertropicales par la structure de la végétation, Candollea **26** : 223-257, 1 fig., 8 pl. (1971).

— Les formations herbeuses africaines et les définitions de Yangambi considérées sous l'angle de la structure de la végétation, Adansonia, ser. 2, **13** : 391-421, 1 pl., 16 fig. (1973).

— Les types morphologiques et biomorphologiques des espèces graminoïdes dans les formations herbeuses tropicales, Natur. monsp. (1975a).

— Méthode d'étude de la structure des formations herbeuses tropicales, Communic. Coll. C.I.P.E.A. Bamako, 3-8 mars 1975 (1975b, sous presse).

— Classification des formations herbeuses par la structure de la végétation, Communic. Coll. C.I.P.E.A. Bamako, 3-8 mars 1975 (1975c, sous presse).

Fosberg, F. R. — A classification of vegetation for general purposes. *in* G. F. Peterken, Guide to the check sheet for I.B.P. Areas : 73-120, fig. 2 (1967).

Godron, M. — Préservation, classification et évolution des phytocénoses et des milieux, Biologia contemporeana, 25 p., 1 fig. (1975).

Godron, M. & al. — Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu, Paris C.N.R.S. 292 p., 37 fig. (1968).

Küchler, A. W. — Vegetation mapping, Ronald Press and Co. New York[1] 472 p. (1967).

Küchler, A. W. & Montoya Maquin, J. M. — The Unesco classification of vegetation: some test in the tropics, Turrialba **21** : 98-109 (1971).

Long, G. — Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie, Ann. géogr. **427** : 257-285, 1 tabl. (1969).

Unesco — A framework for a classification of world vegetation, Seattle, Washington, Unesco, SC/WC/269, 26 p. (1969).

Waksman, G. — Une application à des données phyto-écologiques de la méthode de l'arbre de portée minimum et quelques aspects des problèmes de classification de la végétation, Montpellier, Univ. Sc. Techn. Languedoc, Rapport D.E.A. mycologie, **19** + 21 p., 2 fig., 4 tabl. (1973).

C.N.R.S. Centre d'Études phytosociologiques
et écologiques Louis Emberger. B.P. 5051,
34033 Montpellier Cedex 1.

1. Le présent article entre dans le cadre d'une thèse de doctorat d'État enregistrée au Centre de Documentation du C.N.R.S. sous le n° 5 159.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 107-117, 1976.

EXPÉRIMENTATION MICROCHIRURGICALE SUR LA FEUILLE DE *MYRIOPHYLLUM BRASILIENSE* CAMB.

par Bernard JEUNE

RÉSUMÉ : La feuille aérienne de *Myriophyllum brasiliense* Camb. est morphogénétiquement un axe à croissance basipète possédant, près de la base, deux centres pulsateurs engendrant des lobes latéraux (métamères); la suppression microchirurgicale d'un centre pulsateur provoque l'absence d'une séquence de lobes latéraux sur la feuille adulte. La vascularisation est subordonnée à l'existence des métamères et sa disposition ne traduit que leurs corrélations de croissance; son origine ontogénique est donc, au moins en partie, de nature physiologique. Ceci permet de préciser le mode de croissance de certaines feuilles de dicotylédones.

RESUMEN: La hoja aérea del *Myriophyllum brasiliense* Camb. es, morfogeneticamente, un eje con crecimiento basipeta que posee, al nivel casi de la base, dos centros pulsatores, los que engendran unos lóbulos laterales (metámeros); la supresion microquirúrgica de un centro pulsator provoca la ausencia de una secuencia de lóbulos laterales en la hoja adulta. La vascularización esta subordinada a la existencia de los metámeros y su distribución sólo traduce sus correlaciones de crecimiento; su origén ontogenico es pués, en parte por lo menos, de clase fisiológica. Eso permite precisar el modo de crecimiento de algunas hojas de dicotiledones.

I. — INTRODUCTION

L'étude de la morphogénèse des feuilles aériennes de *Myriophyllum brasiliense* Camb. nous a montré, comme nous l'avons exposé dans un article précédent (JEUNE, 1975), une grande analogie entre le mode d'apparition des lobes le long du rachis et la formation des initiums foliaires au sommet de la tige.

Rappelons que nous avons constaté l'apparition des lobes latéraux à une distance fixe de la base de l'ébauche et à des intervalles de temps constants, suggérant l'existence de centres pulsateurs de lobes, au moins analogues aux centres générateurs de feuilles existant au sommet de la tige.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons réalisé quelques expériences microchirurgicales sur le modèle de celles ayant permis à LOISEAU et TORT (1955 à 1970) de préciser le rôle des centres générateurs foliaires et la phyllotaxie des dicotylédones.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les rameaux de *Myriophyllum brasiliense* Camb. sont cultivés à la température de 22 ± 1°C sous une photopériode de 16 heures pour certains, 24 heures pour les autres; des tubes Gro-Lux fournissent aux échantillons un éclairement énergétique d'environ 17 $W.m^{-2}$. N'ayant observé aucune différence entre les rameaux placés dans ces conditions différentes de photopériode, en ce qui concerne la morphologie foliaire et la réaction à un traumatisme, nous n'en tiendrons pas compte dans la suite de cette étude.

Les feuilles de ce *Myriophyllum* sont pinnatiséquées, à croissance basipète et disposées en verticilles; nous avons constaté l'apparition d'un lobe toutes les 8 heures environ, de chaque côté de l'ébauche, à une distance approximative de 50 μ de sa base. Cette production de lobes latéraux (3 paires par jour) s'observe sur les feuilles de longueur comprise entre 90 μ et 1,5 mm (fig. 1). Les feuilles adultes sont habituellement d'une longueur comprise entre 1,5 mm et 3 cm (fig. 2).

Le principe de l'expérimentation est simple : on détruit par piqûre la région basale où sont initiés les lobes, d'un seul côté de l'ébauche. Malheureusement le point végétatif est étroitement protégé par les feuilles des verticilles successifs formant une sorte de bourgeon terminal; cette disposition nous oblige à retirer, le long d'une ligne méridienne, une ou deux feuilles par verticille pour atteindre les jeunes ébauches à opérer.

L'expérience montre, toutefois, que cette mutilation ne provoque qu'une diminution de longueur d'un ou deux entre-nœuds dont on supprime de jeunes ébauches; l'opération ne modifie qualitativement ni la forme des feuilles des verticilles supérieurs, ni l'activité du point végétatif au-dessus de ces verticilles à entre-nœuds courts.

Pour modifier la forme foliaire on détruit par piqûre une région latérobasale d'une

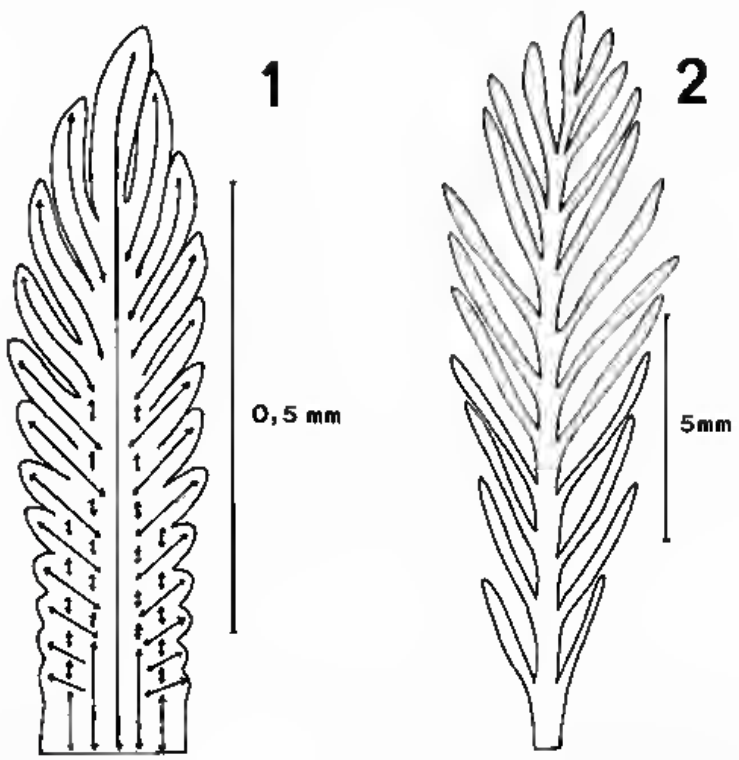


FIG. 1-2. — **1**, Ébauche de 0,8 mm de longueur; les lobes latéraux apparaissent en ordre basipète; les directions de croissance sont indiquées par des flèches; **2**, Feuille adulte longue de 1,6 cm, pinnatiséquée, telle qu'elle a été construite à partir d'une ébauche comparable à celle de la figure **1**.

Source : MNHN, Paris

ébauche très jeune. Cependant, compte tenu de la contiguïté des feuilles et des faibles dimensions du point végétatif, on blesse souvent la base de l'ébauche voisine ainsi qu'une portion des tissus corticaux de la tige. Les modifications provoquées par l'expérimentation sont ensuite observées après une quinzaine de jours, lorsque les feuilles opérées sont adultes.

II. — RÉSULTATS

Le premier effet de la blessure est de provoquer, dans tous les cas, un ralentissement de la croissance et du développement de la pousse feuillée. Si la blessure est localisée à la base d'une ou deux ébauches voisines, ce ralentissement est passager et les processus morphogénétiques reprendront rapidement. Si la blessure est plus étendue, affectant une partie des tissus corticaux de la tige, on observera un arrêt total de la croissance de l'apex et des jeunes feuilles, suivi, à terme, par la nécrose de cet apex et son remplacement ultérieur par un bourgeon latéral. Évidemment, sont seuls analysables les rameaux poursuivant rapidement leur croissance et leur activité phyllogène.

Nous décrirons succinctement les altérations phyllotaxiques, puis, plus en détail, les perturbations dans le déroulement de la croissance foliaire.

1. MODIFICATIONS DE LA PHYLLOTAXIE

Nous avons opéré 35 rameaux; 11 d'entre eux ont poursuivi leur croissance; parmi ces derniers, 10 présentent des modifications phyllotaxiques.

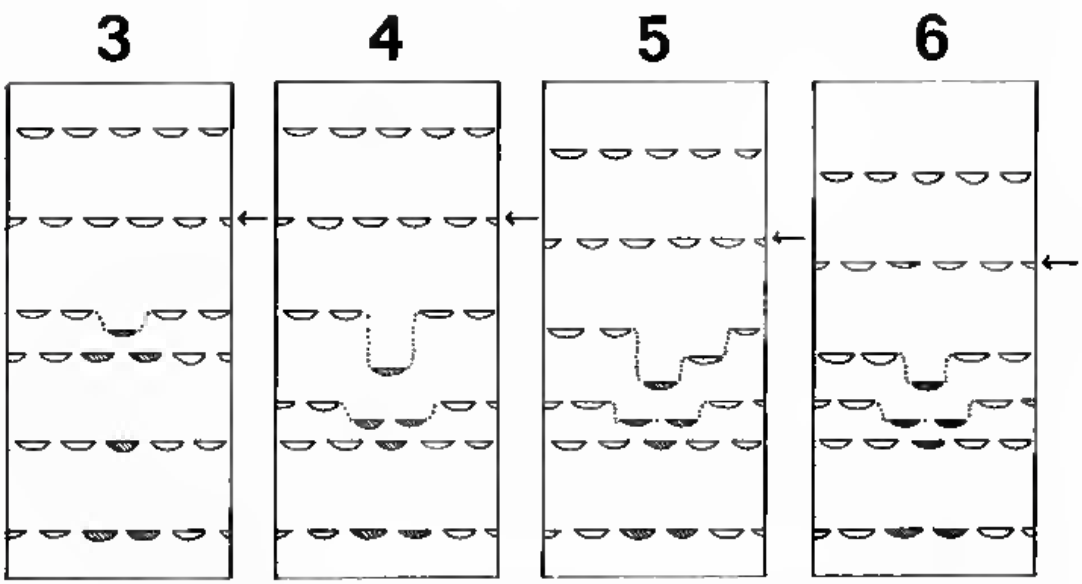


FIG. 3 à 6. — Différentes positions phyllotaxiques observées après section basale d'ébauches (dont la cicatrice est indiquée en grisé) pour dégager le point végétatif jusqu'au niveau du verticille opéré (indiqué par une flèche à droite de chaque figure).

Source : MNHN, Paris

Sur 2 rameaux l'opération a sans doute été plus radicale que nous l'eussions souhaité. On constate dans plusieurs verticilles situés au-dessus du verticille opéré l'absence d'une feuille à chaque fois. Les emplacements vides sont au-dessus les uns des autres le long d'une même ligne méridienne.

Dans 8 autres rameaux, les modifications n'affectent que les verticilles situés sous la piqûre (fig. 3 à 6); les altérations se traduisent par un raccourcissement des entre-nœuds plus ou moins accentué, comme nous l'avons déjà indiqué plus haut, et par un décalage entre insertions foliaires d'un même verticille. Ces modifications ne sont pas dues à l'opération proprement dite, mais au dégagement du point végétatif; de plus, elles n'affectent que dans un cas le verticille sur lequel porte l'expérimentation.

2. MODIFICATIONS DE LA CROISSANCE FOLIAIRE

Sur 6 des 11 rameaux précédents, la piqûre à l'emplacement d'un centre pulsateur présumé de lobes latéraux (dans la région latéro-basale de la jeune ébauche foliaire) a profondément modifié la croissance de la feuille. Deux ébauches voisines sont altérées dans 2 cas; nous obtenons donc un total de 8 feuilles modifiées (fig. 7 à 14); 2 ébauches possèdent, en outre, une disposition anormale des lobes, du côté non blessé (fig. 13 et 14).

Nous comparerons ces cas à celui de certaines feuilles plus âgées que les précédentes, au moment de l'opération et qui ont eu les initiums de leurs lobes latéro-basaux détruits.

a) Suppression d'un centre pulsateur de lobes latéraux

Cette opération microchirurgicale a donc réussi dans 8 cas. Dans tous, les deux côtés de chaque feuille sont très dissemblables. L'un possède des lobes depuis le sommet jusqu'à la base de la feuille, comme il est normal; l'autre, au contraire, montre quelques lobes sous le sommet (ceux qui étaient initiés à l'instant de l'opération), puis, sur une longueur de plusieurs millimètres, parfois, un rachis rectiligne sans trace de ramification (fig. 7 à 14). Plusieurs points sont à noter :

— Le rachis de la feuille adulte reste à peu près rectiligne; l'absence de « ramification » latérale n'a pas sensiblement perturbé son allongement normal.

— La trace vasculaire issue du lobe médian (= terminal) est dans le plan de symétrie de la feuille tout au long du rachis, ce qui montre bien que la croissance en largeur du rachis n'est pas affectée par l'absence locale de lobes latéraux.

— Il n'existe aucune trace de vascularisation latérale dans le rachis du côté opéré (cellules différenciées ou procambium) après observation des feuilles éclaircies au chloral lactophénol; de même, sur la marge et dans le mésophylle, il n'existe aucune cellule ou massif de cellules parti-

Source : MNHN, Paris

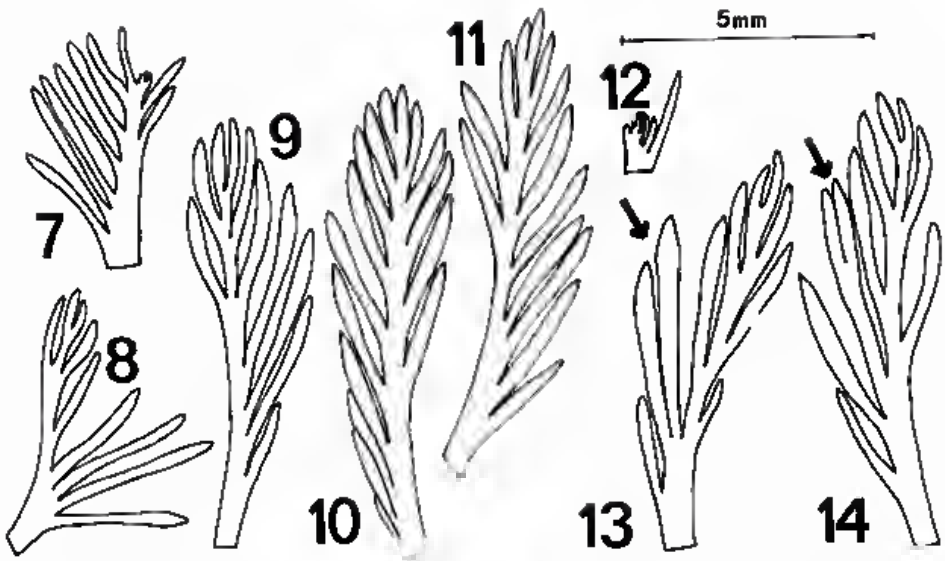


FIG. 7 à 14. — Feuilles opérées dont un centre pulsateur a cessé de fonctionner. Les feuilles 13 et 14 présentent un « lobe double » dont la position est indiquée par une flèche. Les feuilles 7 et 12 ont subi un traumatisme supplémentaire (apical), ce qui n'a pas modifié qualitativement leur croissance.

culières rappelant un « initium de lobe »; l'opération n'a donc pas provoqué une insuffisance de développement de lobes initiés qui seraient alors décelables par les méthodes anatomiques. L'opération a réellement supprimé la possibilité d'initiation des lobes et de façon durable. Le fonctionnement rythmique du centre pulsateur a cessé du côté opéré, alors que son symétrique continue à fonctionner normalement.

— La cicatrice apparaît toujours sur les feuilles adultes, à la base du rachis, et non sous le dernier lobe initié au moment de l'opération.

b) ANOMALIES LIÉES AU RALENTISSEMENT DE LA CROISSANCE

A notre avis, elles sont de deux ordres :

— La feuille opérée est plus courte que les autres feuilles du même verticille; elle porte du côté intact un ou deux lobes latéraux de moins. Il s'agit d'une modification d'ordre quantitatif, sans changement des corrélations de croissance entre lobes; de telles feuilles courtes sont également présentes sur les rameaux dont l'apex est affaibli après une piqûre trop étendue et reste un instant phyllogène avant sa dégénérescence complète.

— Deux feuilles possèdent, du côté intact, un lobe apparemment dédoublé (fig. 13 et 14). Ce phénomène est d'autant plus remarquable qu'il ne s'observe jamais naturellement dans nos cultures. De plus :

Dans les deux cas, le « lobe double » est situé au niveau de la blessure provoquée de l'autre côté du rachis; les deux branches du « lobe double » sont asymétriques, celle située vers l'apex de la feuille est plus longue que l'autre.

Source : MNHN, Paris

Nous expliquerons plus loin les raisons qui nous font penser que cette anomalie est liée au ralentissement de la croissance.

c) Suppression d'initiums (déja formés) de lobes

Pour dégager le point végétatif, on enlève, au moment de l'opération, le moins de feuilles possibles; les plus jeunes parmi celles qui restent sont écartées pour atteindre la zone opérée; souvent, leurs plus jeunes lobes sont détruits par la manipulation. Ces feuilles, adultes, se présentent à l'œil nu comme celles dont un centre pulsateur a été détruit. L'observation microscopique montre, cependant, des différences importantes (fig. 15) :

Sur le bord rectiligne du rachis, la trace des lobes détruits subsiste sous forme de massifs de cellules nécrosées ou subérifiées.

Dans le rachis, la nervation du lobe détruit existe, bien que réduite; parfois même, les trachéides n'atteignent pas la zone cicatricielle sur le bord du rachis. Le cordon vasculaire de ce lobe se termine donc de façon aveugle (fig. 15b).

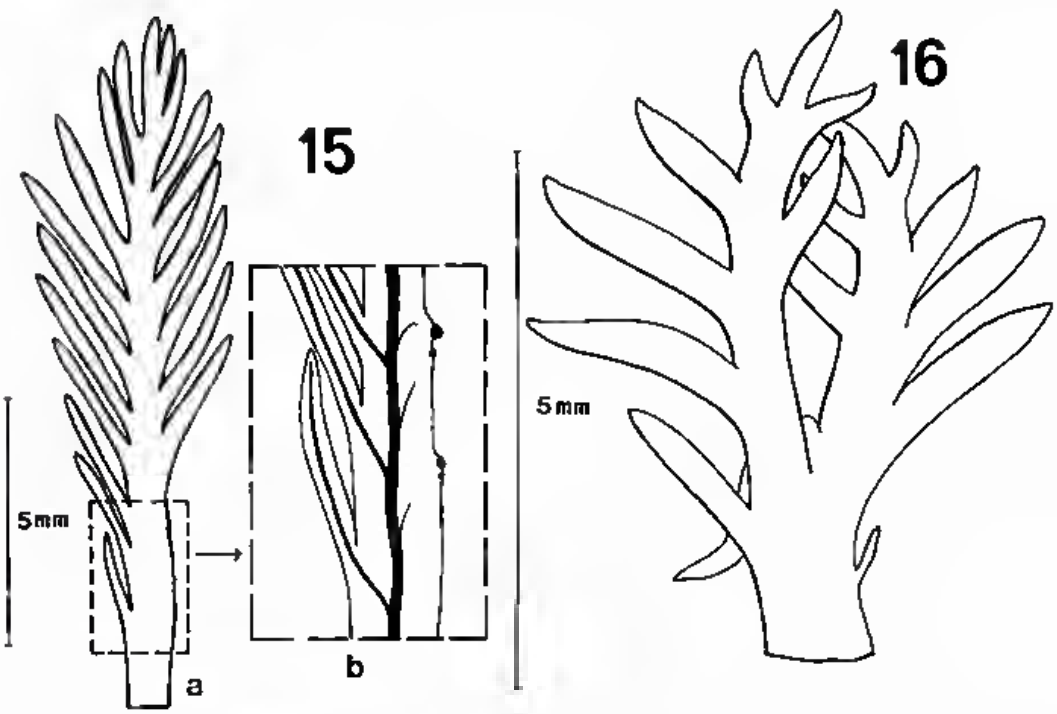


Fig. 15 - 16. — **15 a**, feuille dont certains initiums ont été détruits; en **b**, base de cette feuille montrant la vascularisation réduite, correspondant aux lobes détruits; **16**, « Ébauche double »; la partie gauche présente, du côté de l'accolement, un manque de lobes latéraux.

III. — INTERPRÉTATIONS

Pour prouver, expérimentalement, l'existence de centres générateurs (au sens de Plantefol, 1948), il suffit d'en supprimer un par traumatisme (Loiseau, 1970); de même, nous pensons que la possibilité de suppression

Source : MNHN, Paris

microchirurgicale d'un centre pulsateur serait une preuve de leur existence, à ajouter aux indices déjà notés (rythmicité de l'apparition des lobes à un emplacement fixe par rapport à la base de la feuille). Comme dans le cas des centres générateurs foliaires où une ablation microchirurgicale est suivie de la suppression, au moins temporaire, d'une hélice foliaire, dans le cas des centres pulsateurs de lobes, nos expérimentations ont abouti à la suppression d'une séquence de lobes.

Morphogénétiquement, la feuille du *Myriophyllum brasiliense* Camb. correspond à un axe dont la croissance est basipète, possédant près de sa base deux centres pulsateurs initiant rythmiquement deux files de lobes latéraux.

En ce qui concerne le rôle des initiums de lobes sur le fonctionnement des centres pulsateurs, trois hypothèses simples sont possibles : *a*) pas d'action, *b*) stimulation, *c*) inhibition. La troisième est pour nous la plus logique.

En effet, en observant les « feuilles doubles » résultant du dédoublement d'hélices foliaires, assez communes vers la base des rameaux, on constate fréquemment l'absence de certains lobes latéraux dans la région médiane de la « feuille double » (fig. 16); or, il est clair que ces lobes auraient dû se former à des niveaux où les ébauches étaient séparées. Il semble donc que la proximité d'une masse méristématique (ici l'autre moitié de la « feuille double ») a inhibé la formation de certains lobes; de la même façon, dans une feuille, chaque initium de lobe, qui est aussi une masse méristématique, inhibe peut-être le centre pulsateur. On comprendrait alors pourquoi une certaine distance (environ 30 μ) entre l'axe du dernier initium formé et le centre pulsateur est nécessaire avant que ce dernier ne fonctionne à nouveau.

Les faits observés par TURLIER (1972) dans le *myriophyllum spicatum* L. (initiums des lobes séparés par 2 cellules) s'accordent également avec cette hypothèse.

Par ailleurs, il peut être intéressant de s'interroger sur les processus morphogénétiques reliant, dans nos feuilles, vascularisation et création de lobes. Quatre points peuvent être examinés :

— Au cours de la croissance normale de ces feuilles, la différenciation vasculaire précoce est acropète dans chaque lobe depuis un point nodal situé dans le rachis (les branches basipètes appartenant aux différents lobes latéraux se réunissent pour former l'essentiel de la trace foliaire); il semble qu'il en soit de même pour la formation du procambium, ce qui est du reste admis pour les nervures d'ordre 2 des feuilles de dicotylédones en général (ESAU, 1965).

— Quand un initium de lobe est supprimé précocement, sa vascularisation est très réduite, parfois même, ainsi que nous l'avons indiqué, elle n'atteint pas la marge de la feuille (fig. 15). L'arrêt (provoqué) de croissance du lobe entraîne l'arrêt de formation des tissus conducteurs.

— L'existence des « lobes doubles » est également intéressante. Parmi les hypothèses concernant leur origine, une nous semble possible car elle

Source : MNHN, Paris

tient compte d'un fait constamment observé, le ralentissement de croissance après l'expérimentation : la blessure provoque donc dans le rachis un arrêt momentané de croissance. Les deux plus jeunes initiums de lobes, en formation du côté intact, ne sont plus séparés par une zone de croissance en longueur dans le rachis (fig. 17); par la suite, ils se développent conjointement (fig. 18 à 20), induisant ainsi la formation d'un seul faisceau conducteur axial.

— Enfin, après suppression d'un centre pulsateur, les lobes ne sont pas initiés et dans le rachis, aucune trace de vascularisation latérale n'est visible.

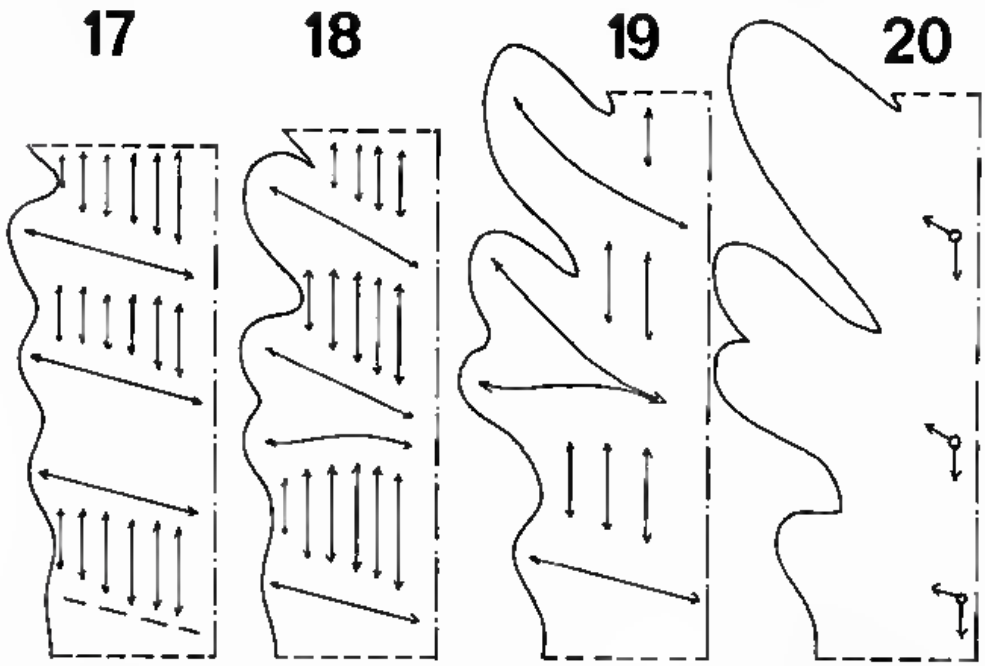


FIG. 17 à 20. — Mode de formation hypothétique des « lobes doubles » sur les feuilles représentées figures 13 et 14. Après le ralentissement de croissance provoqué par la blessure du côté gauche de la feuille (non représenté), reprise des mitoses (dont l'orientation est indiquée par des flèches), sauf entre les deux derniers lobes initiés (fig. 17). Ces deux lobes se développent donc conjointement (fig. 18 et 19) et, au niveau du rachis, ne se forme qu'un point nodal pour ces deux lobes liés (fig. 20).

Ces quatre points s'interprètent aisément si l'on considère (comme l'a montré CAMUS, 1949, par ses expériences de greffe) que les régions méristématiques (ici, les initiums des lobes) induisent la différenciation des cellules conductrices. C'est, du reste, l'opinion de CROIZAT-CHALEY (1973) qui écrit « on n'accordera pas au réseau fibro-vasculaire le privilège de définir la « valeur morphologique » d'une partie quelconque de la plante. En effet, l'organe crée le réseau qui convient à son état et à ses fonctions et ce n'est pas le réseau qui fait l'organe ».

Ainsi, la feuille est formée d'un ensemble de métamères (CUSSET, 1970) apparaissant successivement grâce au fonctionnement de centres

Source : MNHN, Paris

pulsateurs, comme nous l'avons indiqué plus haut; une fois initié, chaque métamère est alors un massif méristématique dont la croissance induit la différenciation et l'orientation de son faisceau conducteur, la nervure. Ceci est en accord avec les résultats de PRAY (1963) montrant la différenciation progressive du procambium des nervilles, depuis les cordons déjà formés, parmi des cellules du mésophylle encore méristématiques.

Ce résultat nous permet d'émettre une hypothèse sur les rapports entre la forme du limbe et la nervation chez les feuilles de dicotylédones simples, à croissance basipète et penninerviées.

La disposition du réseau de nervures traduit les rapports de position et les corrélations de croissance entre métamères, c'est-à-dire l'orientation

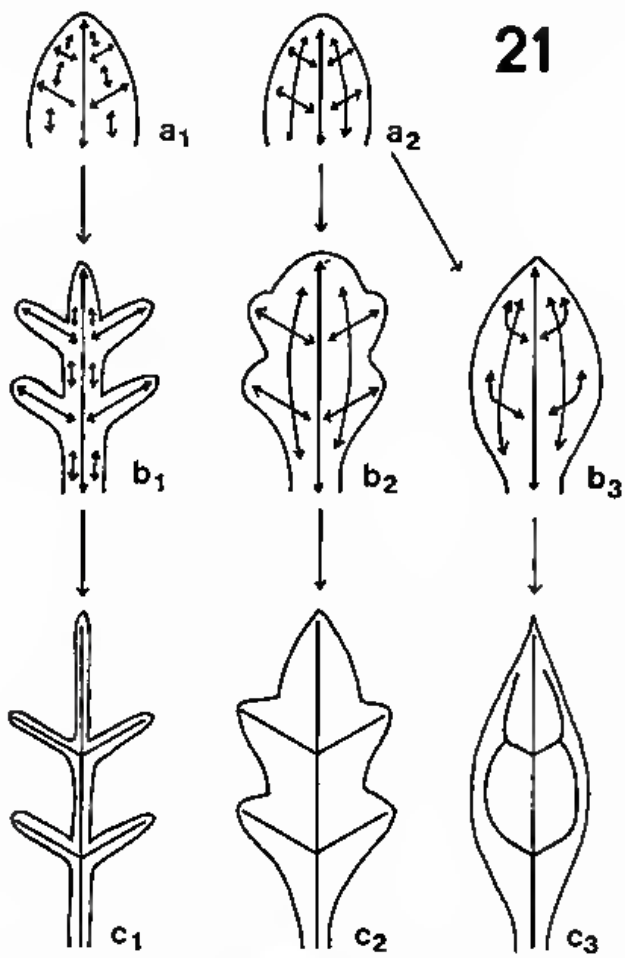


FIG. 21. — Rapports entre orientations principales de croissance et forme et nervation des feuilles. Sur les schémas *a* représentant des primordiums et *b* figurant les ébauches, les directions de croissance sont indiquées par des flèches. Sur les schémas *c* représentant les feuilles adultes, la vascularisation est indiquée par des traits. La succession *a*1, *b*1, *c*1 figure la formation d'une feuille pinnatiséquée; la succession *a*2, *b*2, *c*2, celle d'une feuille simple à nervation craspédodrome; la succession *a*3, *b*3, *c*3, celle d'une feuille simple à nervation brochidodrome due à la dominance temporaire de la croissance longitudinale sur les autres directions. (Pour les termes craspédodrome et brochidodrome, nous utilisons les définitions données par MOUTON, 1970).

Source : MNHN, Paris

des mitoses dans les différentes régions de l'ébauche au moment de la différenciation du procambium (fig. 21). Une confirmation de cette hypothèse est fournie par les changements dans la disposition des nervures et la forme foliaire provoquée par la modification des corrélations de croissance entre éléments de la feuille (NEVILLE, 1964; JEUNE, 1972).

La nervation a donc un aspect phylogénétique bien que son origine ontogénique soit, au moins en partie, de nature physiologique (CROIZAT-CHALEY, 1973). D'autre part, le rapport entre orientation nervuraire et direction de croissance a fait l'objet récemment d'une étude de DULIEU, TURLIER & BUGNON (1969). Ils ont constaté, par l'observation de chimères chlorophylliennes, que, dans certains cas, l'orientation des nervures principales d'une feuille diffère des directions fondamentales de croissance lorsque la différenciation procambiale est tardive. Ce résultat, malgré les apparences, n'infirme nullement notre hypothèse. En effet, en chaque région de la feuille adulte, les directions principales de croissance, déduites de l'observation de chimères, ne sont que les résultantes (c'est-à-dire la somme) de toutes les directions de croissance ayant en chaque point affecté l'ébauche pendant tout son développement. Ces directions peuvent donc différer des directions nervuraires qui témoignent des orientations de mitoses au seul instant de leur différenciation procambiale.

BIBLIOGRAPHIE

CAMUS, G. — Recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogénèse, Rev. Cytol. et Biol. végé. **11** : 1-199 (1949).

CROIZAT-CHALEY, L. — En torno al concepto de hoja, ensayo de botanica analitica y sintetica, Biblio. Acad. Ciencias Fisicas, Matematicas, y Naturales, Caracas **12** : 1-196 (1973).

CUSSET, G. — Remarques sur des feuilles de dicotylédones, Boissiera **16** : 1-210 (1970).

DULIEU, H., TURLIER, M. F. & BUGNON, F. — Rapports entre les directions fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaire, C. R. Acad. Sc. Paris **268**, ser. D : 48-50 (1969).

ESAU, K. — Vascular differenciation in plants, Holt, Rinehart and Winston, New York, 1 vol., 160 p. (1965).

JEUNE, B. — Observations et expérimentations sur les feuilles juvéniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn., Bull. Soc. Bot. Fr. **119** : 215-230 (1972).

— Croissance des feuilles aériennes de *Myriophyllum brasiliense* Camb., Adansonia, ser. 2, **15** (2) : 257-271 (1975).

LOISEAU, J. E. — Applications des techniques de microchirurgie à l'étude expérimentale des méristèmes caulinaires, Ann. Biol. **36** : 249-304 (1960).

— La phyllotaxie, Masson et Cie, Paris, 1 vol., 223 p. (1969).

LOISEAU, J. E. & TORT, M. — Suppression d'une hélice foliaire chez le *Phlox drummondii* Hook., C. R. Acad. Sc. Paris **260**, ser. D : 3747-3750 (1965).

MOUTON, J. A. — Architecture de la nervation foliaire, 92e Congrès National des Sociétés Savantes, Strasbourg et Colmar (1967) **3** : 165-176 (1970).

NEVILLE, P. — Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Gleditsia triacanthos* L., Ann. Sc. Bot., ser. 12, **5** : 785-798 (1964).

PLANTEFOL, L. — La théorie des hélices foliaires multiples, Masson et Cie, Paris, 1 vol. (1948).

PRAY, T. R. — Origin of vein ending in Angiosperm leaves, Phytomorphology **13** : 60-81 (1963).

Source : MNHN, Paris

TORT, M. & LOISEAU, J. E. — Modifications phyllotaxiques provoquées chez le *Phlox drummondii* Hook. (Nouvelles observations), Mém. Soc. Bot. Fr. : 30-49 (1967).
TURLIER, M. F. — Recherches sur l'organogénèse foliaire précoce. 1. — Deux espèces pour les ramifications : dichotome et latérale (*Ceratophyllum demersum* L. et *Myriophyllum spicatum* L.), Rev. Gén. Bot. 79 : 297-308 (1972).

Équipe de morphologie végétale,
Université Pierre et Marie CURIE,
7, quai Saint-Bernard, 75005 PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 119-155, 1976.

NOTES CYPÉROLOGIQUES :
26. LE GENRE *SCHŒNOPLECTUS*
II. L'AMPHICARPIE ET LA SECT. *SUPINI*

par J. RAYNAL

RÉSUMÉ : Des fleurs d'un type particulier ont été signalées chez certaines espèces de *Schœnoplectus* annuels. Ces fleurs sont ♀, isolées à l'aisselle d'une feuille basilaire. Elles produisent des akènes assez différents des akènes ordinaires. Elles existent pratiquement chez toutes les espèces de la sect. *Supini*, ici redéfinie, et dont sont donnés un synopsis et une clef des espèces (dont une nouvelle). Les fleurs basicaules des *Schœnoplectus* sont comparées aux inflorescences basicaules d'autres genres; la signification biologique et évolutive de cette amphicarpie est étudiée.

SUMMARY: Peculiar basal flowers have been reported in some annual species of *Schœnoplectus*. These flowers are ♀, single in the axil of a basal sheath. They give nuts somewhat different from the usual ones. They actually exist in nearly all the species of sect. *Supini*, here re-defined; a synopsis and a key of the species are given (a new species is described). Basal flowers of *Schœnoplectus* are compared with other basal inflorescences in other genera; the biological and phylogenetic significance of amphicarpy is investigated.

***

LES FLEURS BASICAULES

Si l'on examine soigneusement la base d'un échantillon de *Schœnoplectus lateriflorus* (Gmel.) Lye, il y a de grandes chances qu'on observe, dépassant du sommet de la dernière gaine foliaire basilaire, de longs filaments bruns qui, observés de près, et en fendant la gaine qui les contient, se révèlent être les branches stigmatiques d'une fleur insérée tout à la base de la plante, à l'aisselle de cette gaine foliaire protectrice, fleur dont le style démesurément allongé (jusqu'à plusieurs cm, contre seulement quelques mm dans une fleur normale) vient épanouir ses stigmates à l'air libre hors de la gaine. Cette fleur est isolée, unique sur une tige donnée, et strictement femelle. Elle produit un akène sensiblement différent des akènes normaux « aériens » : il est beaucoup plus gros, moins anguleux, pourvu d'un long bec et nettement concave sur la face dorsale en contact avec la tige.

La production simultanée d'inflorescences normales et d'inflorescences

Source : MNHN, Paris

basicarpes, au niveau du sol, a reçu le nom d'*amphicarpie*[1]. Elle est connue chez des végétaux variés, surtout des régions semi-arides méditerranéennes; signalée à diverses reprises chez des Cypéracées tropicales, elle ne semble toutefois pas avoir été l'objet de recherches systématiques dans cette famille.

HISTORIQUE

C'est A. GRAY[2] qui, en 1876 (**20**) signala pour la première fois l'amphicarpie chez les Cypéracées, en décrivant les fleurs « subradicales » observées par un amateur du Massachusets, Th. MORONG, chez *Scirpus supinus* var. *hallii* (la plupart des espèces dont il est ici question ont en effet fait partie, pour la plupart des auteurs, du genre *Scirpus*). D'emblée ces premières observations font état de plusieurs particularités de ces fleurs basicaules : absence d'étamines, allongement considérable du style généralement *trifide* même lorsque les fleurs normales ont 2 stigmates. A. GRAY dit que les akènes produits sont *semblables* aux normaux, ce qui n'est pas tout à fait exact. L'auteur considère certaines inflorescences appauvries (épis subradicaux à 4-5 fleurs) comme « in some sort intermediate » entre l'inflorescence normale et la fleur basicaule; morphologiquement parlant, cette opinion n'est pas fondée, puisque même subradicaux ces épis demeurent homologues d'inflorescences normales; leurs fleurs sont groupées, hermaphrodites; les fleurs femelles solitaires à l'aisselle des gaines basales ont une situation morphologique tout autre.

Le découvreur de ces fleurs basicaules peu visibles note qu'elles semblent n'être produites qu'en fin d'été.

Pour A. GRAY, *S. hallii* n'est qu'une variété du *S. supinus* de l'Ancien Monde; il ne trouve pourtant aucune fleur basicaule dans le matériel européen dont il dispose. Seul un échantillon du Bengale, dont A. GRAY note qu'il diffère du *S. supinus* européen typique, montre des fleurs basicaules. C'est en fait la première mention de telles fleurs chez une espèce en réalité distincte, paléotropicale, *S. lateriflorus*.

En 1882, JACKSON (**26**), à propos d'amphicarpie chez les Composées, reprend cette information, et indique qu'un échantillon sud-africain de *Scirpus supinus* conservé à Kew présente les mêmes fleurs basicaules. Comme le remarque déjà HAINES (**21**) cet échantillon est à coup sûr *Drège 7414*, très bon matériel de l'espèce sud-africaine *S. leucanthus*.

En 1921, CHERMEZON (**11**) décrit deux étonnantes espèces malgaches, *S. aberrans* et *S. reductus*, suivies en 1929 de *S. perrieri*; à l'occasion de cette dernière description, CHERMEZON (**12**) examine en détail les curieuses inflorescences basicaules qui sont la règle chez ces espèces. Les fleurs basi-

1. Pour être précis, ZOHARY (**50**) réserve le terme d'*amphicarpie* aux plantes pourvues, en plus d'inflorescences aériennes normales, de fleurs *souterraines*. Le cas des Cypéracées, où les fleurs surnuméraires ne sont pas souterraines, mais au niveau du sol, est dénommé par lui *aérobasicarpie*. Mais, comme il en convient lui-même, le résultat biologique est le même, et le sens du terme amphicarpie peut — comme le fait HAINES (**21**) — être élargi pour inclure ce cas.

2. Et non JACKSON (**26**) en 1882, comme l'écrit HAINES (**21**).

Source : MNHN, Paris

caules, cette fois, ne sont plus solitaires à la base de chaque tige : il y en a à l'aisselle de plusieurs gaines basilaires successives; en même temps l'épillet « normal » se réduit; chez *S. perrieri*, il peut exister encore, mais dissimulé dans la gaine de sa bractée involucrale, ou disparaître, la tige demeurant naine, pourvue de plusieurs fleurs basicaules axillaires; c'est dans ce cas seulement qu'on peut parler d'*épillet basicaule*, et non, comme le fait CHERMEZON, dans tous les cas de fleurs subradicales (voir plus loin un exposé plus détaillé de cette question).

Après CHERMEZON, c'est BLAKE qui, en 1940 et 1946, décrit successivement (**5, 6**) deux espèces australiennes nouvelles, *S. lævis* et *S. dissachanthus*, possédant l'une et l'autre à la base des tiges des fleurs basicaules solitaires, avec, comme chez *S. hallii*, 3 stigmates contre 2 dans les fleurs normales. *S. dissachanthus* diffère des espèces précédentes par la présence de soies hypogynes, quoique peu développées dans les fleurs aériennes. Quant aux akènes, BLAKE donne leurs dimensions respectives, qui montrent bien la taille plus grande des basicaules; mais l'auteur ne commente pas ce fait. Toujours à l'occasion de cette description BLAKE signale l'existence de fleurs basicaules chez une espèce africaine, *S. uninodis* (Del.) Boiss.

En 1952, BLAKE (**7**), révisant pour l'Australie le matériel de *Scirpus* sect. *Actæogeton*, qui contient nos plantes, établit la distinction spécifique entre *S. supinus* et *S. lateriflorus*, mais considère désormais que ce dernier englobe *S. uninodis* et *S. erectus* Poir. Chez *S. supinus* L., européen, entre autres différences, il n'y a pas de fleurs basicaules, observation rejoignant celle de A. GRAY.

Quatre ans plus tard, KERN (**27**) reprend la question et distingue clairement *S. erectus* (= *S. uninodis*) de *S. lateriflorus;* en 1958 (**28**) il prétendra que seul ce dernier possède des fleurs basicaules, leur présence constituant un caractère spécifique distinctif; la même année KOYAMA (**30**) fera mention de ces fleurs basicaules chez la même espèce, pour lui simple variété de *S. supinus*. C'est BLAKE (**8**) qui rectifiera l'opinion de KERN en signalant avoir observé des fleurs basicaules chez 10 échantillons de *S. erectus* sur 13 examinés.

En Amérique du Nord, SCHUYLER (**42**) décrit des espèces voisines de *S. hallii*, toutes dotées de fleurs basicaules. Les bonnes photographies données des deux sortes d'akénes mettent en évidence les caractères particuliers des akènes basicaules, à savoir leur grande taille et leur long rostre.

Depuis vingt ans, plusieurs espèces appartenant à ce groupe ont été décrites par RAYMOND (**38**), PEDERSEN (**37**), SCHUYLER (**43**), LYE (**32**), HOOPER (**22**); aucune de ces descriptions ne fait état de fleurs basicaules. En 1972, cependant S. HOOPER (**23**) signale les fleurs basicaules comme « usually present » chez *S. uninodis* et *S. oxyjulos*. L'année précédente, HAINES (**21**) consacrait un article aux floraisons basicaules des Cypéracées est-africaines, et indiquait pour la première fois la présence de telles fleurs dans le groupe des espèces à tige cloisonnée, *S. articulatus* L. et *S. prælongatus* auct. afr. (= *Schœnoplectus senegalensis*). Il en signale aussi chez *S. muricinux*, mais il s'agit, je pense, de spécimens de *S. lateriflorus* mal

Source : MNHN, Paris

déterminés; le vrai *S. muricinux* est une plante vivace toujours dépourvue de fleurs basicaules.

Aujourd'hui des fleurs basicaules ont ainsi été signalées dans un grand nombre d'espèces de *Schœnoplectus* annuels; pourtant, à part les articles de SCHUYLER (**42**) et de HAINES (**21**) ces mentions ne sont que sporadiques et méritaient d'être regroupées. Aucune étude d'ensemble n'existait, ce qui m'a déterminé à étudier ici ce caractère de façon plus systématique et à tenter d'en tirer des conclusions utiles.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

J'ai donc entrepris de rechercher l'amphicarpie dans l'ensemble du genre *Schœnoplectus*. Cette recherche, portant principalement sur les collections de Paris, avec des compléments tirés de celles de Kew[1], s'est révélée très positive, en ce sens que des fleurs basicaules ont été trouvées :

1. Uniquement chez des espèces *annuelles;* les *Schœnoplectus* sect. *Schœnoplectus* et *Pterolepis*, vivaces, semblent totalement incapables d'en produire.

2. Chez la totalité des espèces classées par CHERMEZON (**12, 13, 14**) dans sa sect. *Supini*, à l'exclusion d'une espèce connue d'un matériel insuffisant, à l'écologie très spéciale (*S. heterophyllus*), mais *y compris S. supinus* L. *sensu stricto*.

3. Elles manquent par contre totalement dans les espèces pourtant pour la plupart annuelles de la sect. *Mucronati* au sens de CHERMEZON (sect. *Actæogeton* Reich.): *S. mucronatus*, *S. juncoides*, *S. smithii*, etc.

Il faut ainsi signaler des fleurs basicaules chez *Schœnoplectus prælongatus*, *roylei*, *vohemarensis*, *hooperiæ*, *proximus*, *microglumis*, *junceus* et enfin *supinus*, espèces dont on trouvera plus loin la définition, et chez lesquelles l'amphicarpie n'était pas encore connue. Il est assez étonnant que cette particularité ait attendu si longtemps pour être pleinement connue chez des espèces dont certaines sont anciennement et abondamment récoltées et décrites. Cela tient probablement à ce qu'un cypérologue est, en présence d'un échantillon à étudier, immédiatement attiré par l'inflorescence, qui livre les principaux caractères diagnostiques, négligeant ainsi très souvent les parties basales considérées comme strictement végétatives.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES FLEURS BASICAULES DE *SCHŒNOPLECTUS*

De cette investigation systématique, on peut extraire certains caractères, qui transparaissaient dans les observations éparses antérieures, mais qui acquièrent aujourd'hui un caractère de généralité particulièrement intéressant des points de vue biologique et évolutif.

1. Je saisis cette occasion pour remercier tout particulièrement Miss S. S. HOOPER, spécialiste londonienne des Cypéracées tropicales, pour son aimable et précieuse collaboration.

Source : MNHN, Paris

Les fleurs basicaules offrent, de façon très générale chez *Schœnoplectus* les caractères suivants :

— fleurs strictement femelles,

— stigmates le plus souvent 3, même si les fleurs normales n'en ont que 2 (exception : les espèces malgaches *S. aberrans*, *reductus* et *perrieri*),

— akène (pl. 1) nettement plus grand, plus renflé, rostré, à face dorsale nettement concave, pressée contre la tige. Taille et forme des akènes basicaules restent plus variables que celles des akènes normaux (contraintes de pression?). La longueur du rostre semble en rapport avec l'allongement du style, lui-même fonction de la longueur de la gaine axillante.

INTERPRÉTATION DE L'INFLORESCENCE BASICAULE

C'est CHERMEZON (**12**) qui s'est le plus clairement prononcé sur la nature des fleurs basicaules dans *Schœnoplectus*. Il ne connaissait à cet égard que les trois espèces malgaches *S. aberrans*, *perrieri* et *reductus*, qui se distinguent des autres espèces de la section par plusieurs caractères importants :

— Inflorescence aérienne composée constamment d'un épillet *unique*.
— La basicaulie est obligatoire et apparemment simultanée.
— *Plusieurs fleurs* basicaules par tige (et non une seule dans la gaine basilaire supérieure).
— Pas de feuille purement végétative stérile entre les parties basicaule et normale de l'inflorescence. Toutes les pièces foliaires axillent une fleur.
— Même nombre de stigmates dans les deux sortes de fleurs.

Pour moi comme, semble-t-il, pour HAINES (**21**), les fleurs basicaules sont directement axillées par la gaine qui les contient, qui, morphologiquement, équivaut à une glume.

Il est étonnant que, ayant sous les yeux des fleurs à l'aisselle de pièces foliaires, CHERMEZON n'ait pas accepté l'hypothèse la plus simple : fleurs directement axillées par ces pièces; il a considéré ces fleurs comme autant d'épillets très régressés, uniflores et sans glumes. Sans doute y avait il pour lui une différence trop tranchée de nature et de fonction entre les feuilles végétatives et les glumes pour qu'il admette qu'une feuille axille directement une fleur, et soit en un mot cette *glume* qu'il croit absente...

Son hypothèse inutile d'*épillets basicaules* s'explique mieux quand on connaît ce qui s'observe chez certains *Eleocharis*, qui possèdent, eux, de véritables épillets basicaules pauci- ou uniflores (pl. 2, *1-3*).

On peut se rendre compte, en examinant une inflorescence paniculée de Cypéracée, qu'il n'y a aucune différence fondamentale de nature entre feuilles végétatives, bractées inflorescentielles et glumes de l'épillet; souvent la transition de forme est très graduelle depuis les feuilles caulinaires inférieures à limbe allongé jusqu'aux glumes florales qui sont de très courtes gaines sans limbe, en passant par toute la gamme transitoire des bractées de 1er, 2e... ordre. Des cas existent, quoique assez rares, où une pièce nor-

Source : MNHN, Paris

malement végétative axille directement une structure florale : chez *Lipocarpha isolepis*, chez certains *Carex* (il est vrai que dans ces deux cas la structure axillée est en réalité un épillet très réduit). Je l'ai observé aussi chez *Schœnoplectus lateriflorus*, où la bractée involucrale qui semble prolonger la tige axillait, dans un cas exceptionnel, une fleur, dont l'akène était d'ailleurs plus gros que les normaux.

Dans les trois espèces malgaches étudiées par CHERMEZON, il me paraît plus simple d'admettre que l'inflorescence occupe en réalité toute la tige sans discontinuité réelle, la discontinuité *apparente* étant introduite par le jeu d'une inhabituelle *interpénétration* des fonctions végétative et florale dans la plante : le développement concomitant d'un entrenœud caulinaire allongé et, à son sommet, d'une bractée foliacée (mais restant fertile) témoigne d'une grande activité de la fonction végétative. Il *divise* l'inflorescence en une zone basicaule et une zone aérienne[1]; mais cette division s'estompe et s'efface, avec tous les degrés intermédiaires, chez *S. perrieri*, et aussi chez *S. aberrans*, quand l'entrenœud caulinaire ne se développe pas : on a alors des épillets basicaules véritables, pluriflores, tout à fait semblable à ceux des *Bulbostylis*, qui démontrent bien l'*unité* de l'inflorescence.

Les régions végétative et inflorescentielle sont habituellement assez bien délimitées, n'empiétant que très peu l'une sur l'autre (J. RAYNAL, **39**); ce qui s'observe ici est évidemment exceptionnel, surtout si l'on interprète de la même manière les inflorescences des autres espèces de la sect. *Supini*. Plusieurs obstacles se présentent :

— l'inflorescence normale aérienne est typiquement *ramifiée*,
— elle se trouve en conséquence délimitée vers le bas par un certain nombre de bractées axillant des *rameaux*, donc végétatives,
— fréquemment il existe le long de la tige un entrenœud végétatif stérile,
— enfin la basicarpie se réduit à une fleur unique dont la présence est généralement facultative et la floraison décalée dans le temps.

Néanmoins, il y a des situations quelque peu intermédiaires, comme chez *S. proximus* où l'épillet aérien est le plus souvent unique, où il n'y a

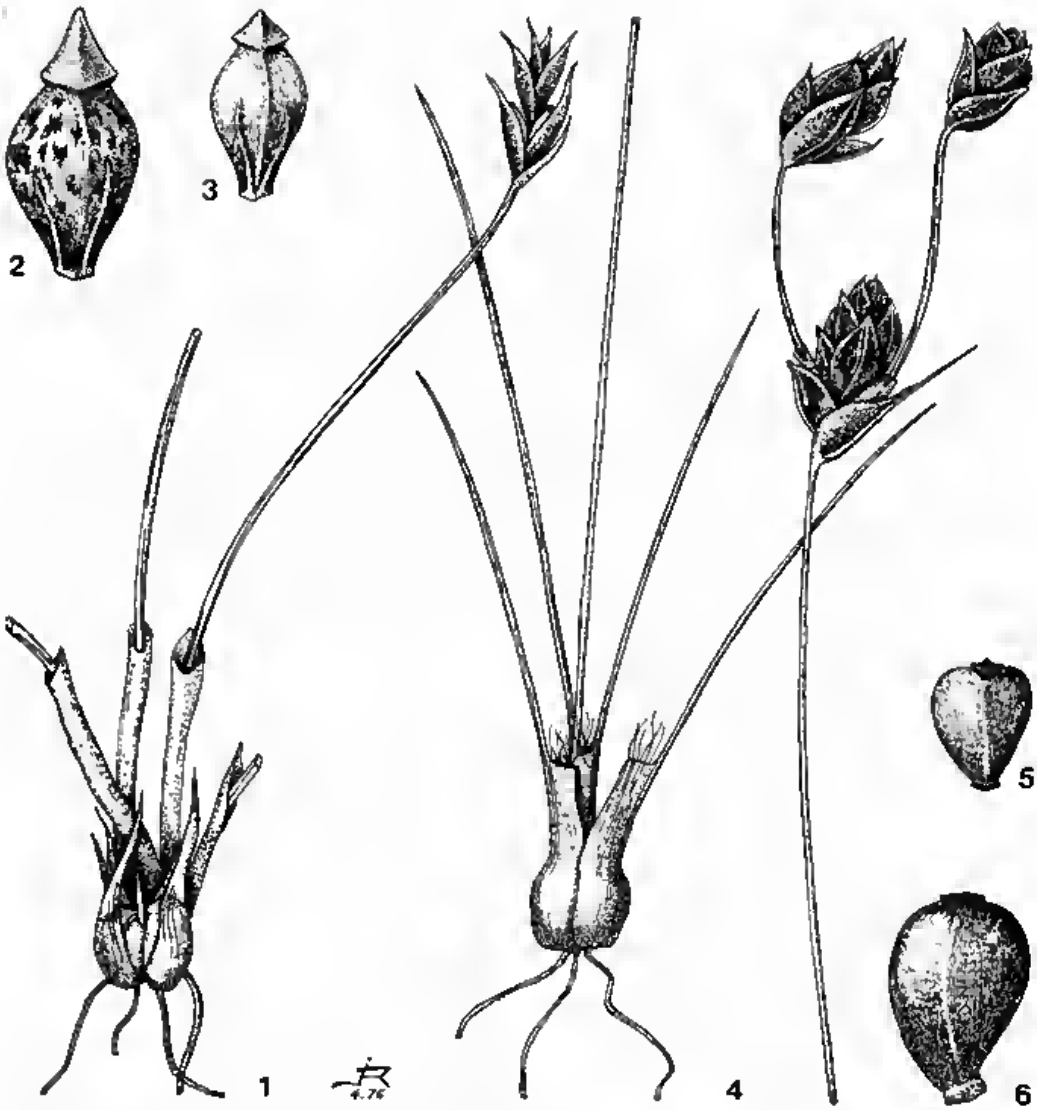
1. Celle-ci particulièrement bien délimitée chez *S. perrieri*, où l'épillet aérien est totalement encerclé et contenu dans la gaine bractéale.

Pl. 1. — Amphicarpie des **Schœnoplectus** sect. **Supini**. Couples d'akènes provenant pour chaque espèce d'un même individu, akène normal (*à droite*) et basicaule (*à gauche*), tous × 10 : **1, Sch. erectus** (Poir.) Palla ex J. Rayn. (*Leprieur s.n.*, Sénégal); **2, Sch. junceus** (Willd.) J. Rayn. (*Mahoux 2032*, Togo); **3, Sch. lateriflorus** (Gmel.) Lye (*Jacquemont 743*, Inde); **4, Sch. proximus** (Steud.) J. Rayn. (*Gillet 1381*, Tchad); **5, Sch. leucanthus** (Böck.) J. Rayn. (*Drège 7414*, Afrique du Sud); **6, Sch. microglumis** Lye (*Lye 6352*, Kenya); **7, Sch. supinus** (L.) Palla (*Leresche s.n.*, Suisse); **8, Sch. lævis** (Blake) J. Rayn. (*Parker 269*, Australie); **9, Sch. oxyjulos** (Hooper) J. Rayn. (*Trochain 10530*, Rép. Centrafric.); **10, Sch. hooperiæ** J. Rayn. (*Burtt 3692*, Tanzanie); **11, Sch. articulatus** (L.) Palla (*Bélanger s.n.*, Inde); **12, Sch. prælongatus** (Poir.) J. Rayn. (*Bélanger s.n.*, Inde); **13, Sch. roylei** (Nees) Ovczinn. & Czukav. (*Berhaut 1578*, Sénégal); **14, Sch. senegalensis** (Hochst. ex Steud.) Palla ex J. Rayn. (*Boudet 5739*, Mali); **15, Sch. vohemarensis** (Cherm.) J. Rayn. (*Perrier 2658*, Madagascar); **16, Sch. reductus** (Cherm.) J. Rayn. (*Perrier 7022 bis*, Madagascar); **17, Sch. aberrans** (Cherm.) J. Rayn. (*Perrier 2681*, Madagascar); **18, Sch. perrieri** (*Perrier 19308*, Madagascar).

Source : MNHN, Paris

Pl. 1.

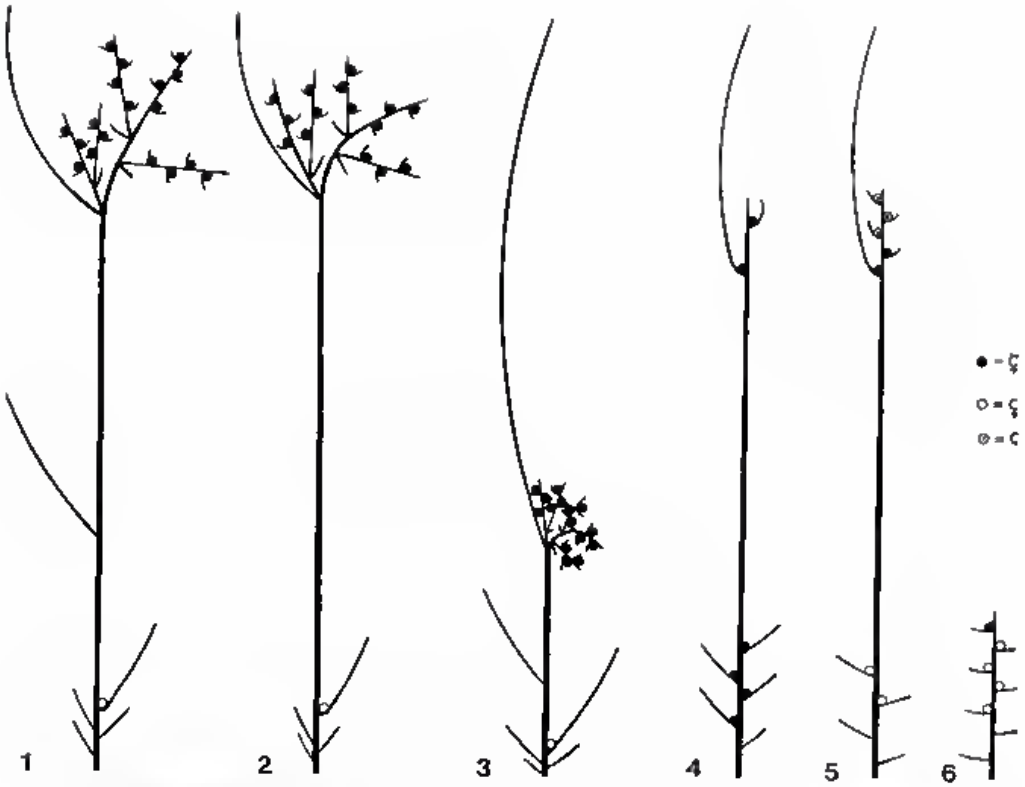
Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Amphicarpie dans d'autres genres de Cypéracées : **Eleocharis minima** Kunth (*Pringle 4339*, Mexique) : **1**, vue générale × 5 montrant les *épillets basicaules* uniflores; **2**, akène basicaule × 20; **3**, akène aérien × 20. — **Bulbostylis densa** (Wall.) Hand.-Mazz. (*Jacques-Félix 9070*, Cameroun) : **4**, vue générale × 5 montrant les *fleurs basicaules* axillaires; **5**, akène aérien × 20; **6**, akène basicaule × 20. Dessin de J. Raynal.

pas de nœud caulinaire stérile, et où la fleur basicaule est constante et simultanée. Il semble donc que nous soyons forcés, par l'existence de ces systèmes inflorescentiels exceptionnels, d'assouplir les schémas trop rigides concernant régions végétative et inflorescentielle : on peut, là encore, dire que la tige entière est une inflorescence ramifiée, dont les pièces foliaires axillent soit des fleurs, soit des rameaux inflorescentiels, ou encore restent purement végétatives. On peut ainsi imaginer une séquence évolutive continue depuis une inflorescence tout à fait normale jusqu'à une basicarpie totale (pl. 3). Il faut pour cela admettre que, dans les espèces amphicarpes,

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — **Schœnoplectus** sect. **Supini** (Cherm.) J. Rayn. Schémas montrant l'évolution du système inflorescentiel amphicarpe dans la section : **1, Sch. lateriflorus; 2, Sch. proximus; 3, Sch. articulatus; 4, Sch. aberrans; 5, Sch. perrieri,** tige aérienne; **6,** *id.*, épillet entièrement basicaule.

un bourgeon axillaire caulinaire conserve jusqu'au dernier moment une ambivalence qui lui permet de produire soit une fleur soit un rameau végétatif. Peut-être cela implique-t-il des processus de dédifférenciation inverses de ceux des bourgeons floraux « prolifères »; peut-être s'agit-il simplement de bourgeons floraux dormants, dont le développement est décalé et facultatif chez certaines espèces, et devient simultané et obligatoire chez d'autres.

Il est intéressant de constater que la tendance à l'amphi-, puis à la basicarpie s'accompagne chez *Schœnoplectus* d'une séparation des sexes. Dans la plupart des espèces celle-ci ne se traduit que par l'absence d'étamines dans les fleurs basicaules. Curieusement, chez *S. aberrans* cette séparation n'existe pas, et toutes les fleurs sont ♀. Au contraire, *S. perrieri* présente de ce point de vue une évolution maximum, analogue à ce qui s'observe chez de nombreuses *Caricoideæ :* séparation presque complète des sexes, avec fleurs ♀ à la base, ♂ au sommet, et quelques fleurs ☿ intermédiaires (c'est-à-dire à la base de l'épillet apparent aérien). Les fleurs strictement ♂ ne semblent pas se développer dans les épillets complètement basicaules (cf. pl. 3).

Source : MNHN, Paris

SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DE L'AMPHICARPIE

Même si ces caractères ne sont pas toujours totalement réalisés dans toutes les espèces concernées, il semble bien que, malgré la différence morphologique apparente entre fleurs basicaules de *Schœnoplectus* ou *Bulbostylis* et épillets basicaules d'*Eleocharis*, toutes ces inflorescences basicaules présentent des tendances communes :
— tendance à la disparition des pièces ♂,
— tendance à la formation de gros fruits.

Ces tendances se manifestant de façon tout à fait indépendante dans des phylums différents, on est amené à voir là une influence directe des conditions auxquelles l'amphicarpie est adaptée : zones inondables à dessiccation rapide sous climat semi-aride. CHERMEZON (**12**) voyait une grande différence dans l'écologie des *Schœnoplectus* et celle des *Bulbostylis*, ces derniers habitant des cuirasses; cette différence n'est qu'apparente; peut-être les cuirasses se dessèchent-elles avant les dépressions inondables; mais le facteur essentiel, le dessèchement rapide, est commun aux deux milieux, et biologiquement déterminant.

Il est certain que pour des plantes annuelles devant à tout prix sous peine d'extinction de la population laisser des graines viables *sur place* (souvent les points favorables sont, du point de vue du microrelief, très limités en surface : microcuvettes d'une cuirasse, frange étroite d'une grève, etc.), la basicarpie est un atout non négligeable. Il se peut que la taille plus grande des akènes s'oppose à la dispersion, soit en fait un mécanisme *antitéléchorique* supplémentaire (ZOHARY, **50**).

Il se peut aussi que, dans l'hypothèse d'une saison défavorable, une exondation prématurée du milieu fasse avorter ou dessécher les inflorescences aériennes avant formation de fruits ; alors les inflorescences basicaules, beaucoup mieux protégées de la dessiccation, pourront les relayer efficacement et permettre la survie de l'espèce.

HYLANDER (**25**, p. 451) a assimilé les Cypéracées amphicarpes à son « type *Amphicarpæa* », à fleurs basicaules *cléistogames;* il reconnaît d'ailleurs ne disposer sur ces plantes que d'informations indirectes. Il me semble que les fleurs basicaules de *Schœnoplectus* sont, avec leurs longs stigmates venant s'épanouir à l'ouverture de la gaine, tout à fait *chasmogames*. Leur fécondation n'a lieu qu'à l'exondation complète de la plante, par le pollen des inflorescences normales d'individus encore inondés situés en contrebas. On peut ainsi imaginer que l'antitéléchorie des fleurs basicaules aboutit, sur des grèves en pente, au maintien de l'espèce dans les parties hautes, alors que les graines ont tendance à être entraînées par le ruissellement vers le fond des cuvettes, biotope moins favorable en cas de forte submersion.

VALEUR TAXONOMIQUE DE L'AMPHICARPIE

La plupart des auteurs même modernes ont rassemblé toutes les espèces annuelles à inflorescence pseudo-latérale de *Schœnoplectus* dans une section ou une série unique (*Scirpus* sect. *Actæogeton* Reich.). Seul,

Source : MNHN, Paris

apparemment, CHERMEZON (**12**, **14**) a distingué dans ce groupe deux sections : l'une avec des bractées involucrales courtes et des fleurs pourvues de soies hypogynes (*Mucronati* = *Actæogeton*), l'autre avec de longues bractées prolongeant la tige et des fleurs sans soies hypogynes. Cette distinction ne saurait être aujourd'hui maintenue sans aménagements : en effet certains des taxons des *Supini* possèdent des soies hypogynes constantes (*S. dissachanthus*, *S. hooperiæ*) ou occasionnelles (*S. supinus*, *S. articulatus*); par contre certaines variétés de *S. juncoides* ou *S. smithii* (sect. *Mucronati*) présentent des soies rudimentaires ou totalement disparues.

Pourtant, en gros, la distinction reste valable, la tendance évolutive générale de l'ensemble des *Supini* témoignant, plus que la présence ou l'absence d'un caractère dans une espèce donnée, de la possibilité d'une distinction taxonomique intéressante.

Quant aux inflorescences dans la sect. *Supini*, CHERMEZON (**12**) en dit ceci : « la plupart des espèces ne possèdent que cette inflorescence normale; quelques-unes, au contraire, sont très remarquables par la présence de deux sortes d'épillets... ». Il veut parler des trois espèces malgaches constamment amphicarpes qu'il a décrites, mais ignore malheureusement la constance, dans la section entière, de l'amphicarpie au moins à l'état potentiel.

Il convient en effet de parler d'*amphicarpie potentielle* si l'on veut non plus qualifier un individu donné mais un taxon. L'amphicarpie ne se réalise pas partout avec la même facilité; la production de fleurs basicaules dépend certainement en premier lieu de conditions écologiques particulières (milieu en cours de dessèchement rapide). C'est ainsi que les deux seuls spécimens connus de *S. heterophyllus*, récoltés inondés, ne présentent — et pour cause — aucune fleur basicaule. Cependant, même en conditions très favorables, les fleurs basicaules peuvent n'être produites qu'exceptionnellement (*S. supinus*, deux individus connus sur plusieurs centaines).

Réalisée facilement ou non, l'amphicarpie existe quand même *en puissance dans toutes les espèces* ici étudiées, et, faisant ainsi partie de l'acquis génétique du groupe, mérite de contribuer à sa caractérisation taxonomique. Plus elle désire cerner les processus réels de l'évolution, plus la taxonomie moderne doit s'abstraire des modèles trop simplistes, des découpages trop automatiques tels que ceux basés sur la simple présence/absence d'un critère unique considéré *a priori* comme déterminant. Dans le cas présent, il est intéressant de constater que des espèces se ressemblant beaucoup à tous points de vue — à tel point que beaucoup d'entre elles ont été longtemps confondues — possèdent en commun — et sont seules à posséder — une potentialité témoignant d'une évolution originale; ce caractère devient ainsi, *a posteriori*, le trait définissant le mieux le groupe. Le caractère traditionnel des soies hypogynes ne doit pas être abandonné, mais passe au second plan. Sa valeur — de même que celle de tout caractère — est d'ailleurs très différente d'un groupe de Cypéracées à un autre : l'absence de soies hypogynes, simple accident chez un *Scirpus smithii* ou un *Eleocharis atropurpurea*, est un critère entrant indéniablement dans la définition du genre *Isolepis*, ou de la *tribu* des *Cypereæ*... Cela, bien sûr, ne simplifie pas le travail du classificateur ni l'élaboration des clefs dicho-

Source : MNHN, Paris

tomiques, mais nos modèles doivent s'efforcer de suivre du mieux qu'ils peuvent la complexité de la nature, et non de la faire entrer de force dans des boîtes préfabriquées et rigides. Une taxonomie supraspécifique naturelle est tenue — et c'est ce qui fait sa difficulté — de prendre en compte des tendances évolutives collectives, parfois pas ou mal réalisées chez l'un des composants.

Redescendons au niveau spécifique : la fréquence de réalisation effective de l'amphicarpie demeure un indice taxonomique utilisable : pratiquement nulle chez *S. supinus*, elle reste faible chez *S. articulatus ;* moyenne chez *S. lateriflorus* ou *S. senegalensis*, elle devient intense chez de petites plantes fugaces sahéliennes telles que *S. proximus*, où chacune des nombreuses tiges d'une touffe porte sa fleur basicaule, et bien entendu chez les trois espèces malgaches où la basicarpie l'emporte sur les inflorescences normales.

LA SECTION *SUPINI*

DÉFINITION

Il convient donc, à mon avis, de distinguer au sein des *Schœnoplectus* annuels les deux sections suivantes :

— Soies hypogynes typiquement bien développées. Amphicarpie inexistante. . . . . sect. *Actæogeton.*
— Soies hypogynes régressées ou absentes. Amphicarpie potentielle dans toutes les espèces, très souvent réalisée. . . . . sect. *Supini.*

Schœnoplectus sect. **Actæogeton** (Reich.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus* sect. *Actæogeton* Reich., Fl. Germ. Excurs. : 78 (1830).
— *Schœnoplectus* subgen. *Actæogeton* (Reich.) Oteng-Yeboah, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **33** : 315 (1974), *p.p.*
— *Scirpus* sect. *Eu-Scirpus* ser. *Mucronati* C.B. Cl., Kew Bull., Add. ser. **8** : 112 (1908), *p.p.*
— *Scirpus* sect. *Mucronati* (C.B. Cl.) Cherm., Arch. Bot. Caen **4**, mem. **7** : 27 (1931).

Espèce-type : *Schœnoplectus mucronatus* (L.) Palla ex Kerner

Schœnoplectus sect. **Supini** (Cherm.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus* sect. *Supini* Cherm., Arch. Bot. Caen **3** (12) : 193 (1929).

Espèce-type : *Schœnoplectus supinus* (L.) Palla.

REVUE DES CARACTÈRES UTILISABLES

Le problème majeur ressortant de la révision des *Schœnoplectus* sect. *Supini* tient à la nature même de plusieurs caractères taxonomiquement

Source : MNHN, Paris

intéressants ; ils existent à l'état *potentiel* dans un taxon mais ne sont pas nécessairement réalisés. C'est, bien sûr, le cas des fleurs basicaules, nous l'avons vu; c'est également le cas du nœud caulinaire, typiquement présent dans plusieurs espèces, *S. lateriflorus* notamment, mais qui peut manquer dans les individus appauvris nains. Il en est de même pour les cloisonnements de la tige habituellement si caractéristiques chez *S. senegalensis :* les cloisons peuvent être plus ou moins distantes, plus ou moins marquées, jusqu'à être difficilement décelables chez *S. vohemarensis*. La même sorte de potentialité affecte d'autres caractères comme le développement du limbe foliaire, celui des entrenœuds de l'inflorescence, la réduction des soies hypogynes. Ces caractères, qui deviennent difficilement utilisables en pratique (clefs), n'en ont pas moins une signification taxonomique, et parfois phylogénique, certaine.

1. Tige

Elle offre peu de caractères : son épaisseur varie dans des proportions considérables, et même si la plupart des espèces n'atteignent jamais le diamètre de tige habituel chez *S. articulatus* (4-5 mm) ce caractère demeure trop variable pour être largement utilisé.

Dans cinq espèces affines la tige est cloisonnée transversalement par des épaississements sclérenchymateux; toujours très visibles chez *S. articulatus* et *S. prælongatus*, ils sont souvent très discrets chez *S. roylei* et même parfois chez *S. senegalensis ;* on peut toutefois généralement les déceler en frottant la tige desséchée. Chez *S. vohemarensis* ils sont rarement évidents.

Dans toutes les autres espèces ces cloisons font défaut.

2. Feuilles

Elles sont très généralement réduites à leur gaine, le limbe étant le plus souvent réduit à une courte arête, un mucron, ou manquant totalement. Cependant certains échantillons peuvent présenter des limbes normaux, étroits, canaliculés, ainsi, encore plus rarement, que des limbes plans, rubanés, à nervation nettement anastomosée-tessellée. La production de tels limbes ne présente pas de corrélation avec la taxonomie, mais dépend des conditions stationnelles, comme il est de règle chez les Monocotylédones aquatiques ou amphibies (voir le cas classique des *Alisma*, et celui de *Schœnoplectus lacustris*, Arber, **1**). Les limbes développés aériens semblent correspondre à des conditions d'humidité plus permanentes qu'il n'est de règle pour l'espèce; les limbes rubanés sont submergés ou flottants, et s'accompagnent toujours, dans les rares échantillons qui en présentent, de limbes aériens sur les parties émergées. On pourrait donc s'interroger sur la valeur de *Scirpus heterophyllus* Schuyler qui, à part ses limbes normaux et submergés, ressemble très fortement à *S. erectus*, si cette espèce n'offrait pas quelques caractères différentiels plus crédibles.

Dans certains cas la tige ne porte pas d'autres feuilles que les feuilles basilaires, et ne comporte de ce fait aucun nœud entre la base et l'inflores-

Source : MNHN, Paris

cence. Dans d'autres cas la tige présente vers sa partie inférieure mais nettement au-dessus de la base un nœud unique portant une feuille (*S. lateriflorus*, *S. erectus* et affines, groupe de *S. articulatus*, etc.). Ce caractère a fait l'objet de controverse entre KOYAMA, KERN et BLAKE. Sa valeur taxonomique est certaine, pour autant que l'on considère non pas la présence absolue de ce nœud mais sa très forte potentialité; il arrive en effet que des exemplaires rabougris, nains, n'offrent pas clairement ce caractère. Il sépare utilement le groupe de *S. proximus*, ainsi que *S. supinus*, de *S. lateriflorus*.

Parfois le nœud est tellement près de la base qu'il se trouve caché dans la gaine qui le précède immédiatement, et qui est bien basale; dans ce cas, si une fleur basicaule est présente, on la trouvera dans l'*avant-dernière* gaine avant la tige nue; s'il n'y a pas de nœud suprabasal, la fleur basicaule sera toujours dans la *dernière* gaine. Comme toute règle, ceci souffre au moins une exception : j'ai trouvé dans un exemplaire de *Scirpus saximontanus* (*Hapeman s.n.*, Nebraska) une fleur à l'aisselle d'une gaine caulinaire, 15 mm au-dessus de la base, fleur en tout point semblable aux basicaules habituelles avec un style de 20 mm et pas d'étamines.

3. BRACTÉE INVOLUCRALE

Dans tout le groupe le limbe de la bractée involucrale prolonge la tige verticalement, l'inflorescence paraissant latérale. Suivant que la bractée est plus ou moins longue que la tige cette inflorescence semblera aini portée en-dessous ou au-dessus du milieu de l'ensemble tige-bractée; il est difficile, étant donné la variabilité tout de même grande de la longueur relative de la bractée, d'employer ceci comme critère taxonomique, malgré l'incidence évidente sur le port de la plante; cependant on peut dire que chez des espèces comme *S. articulatus* et affines, *S. proximus*, etc. l'inflorescence paraît proche du sol, la bractée étant généralement très longue, alors que c'est l'inverse chez les taxons du « groupe » *supinus: lateriflorus*, *erectus*, etc.

4. INFLORESCENCE

Dans toute la section l'inflorescence est assez contractée pour donner l'impression d'une tête rendue pseudo-latérale par son rejet sur le côté de l'ensemble vertical tige-bractée principale.

Cependant, cette contraction peut être poussée au point qu'aucun entrenœud n'est visible, comme chez les espèces à tiges cloisonnées; la contraction peut au contraire, chez les espèces affines de *S. lateriflorus*, aller moins loin, de sorte que l'axe de l'inflorescence, souvent aussi un ou deux rameaux latéraux, sont visibles.

Ce « relâchement potentiel » de l'inflorescence (invisible dans les échantillons appauvris à épillets peu nombreux) caractérise nettement un groupe de taxons.

Il y a peu à dire du port des épillets; toutefois ceux de *S. oxyjulos*, peu nombreux et arqués-ascendants, sont caractéristiques de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

5. Glume

Comme c'est souvent le cas dans la famille, la glume fournit plusieurs caractères taxonomiquement utilisables; sa taille, en premier lieu, varie considérablement depuis les longues glumes de *S. erectus* ou *S. oxyjulos* (souvent plus de 3 mm) jusqu'à celles, très courtes, de *S. proximus* ou *microglumis* (1,5 mm); cependant la variabilité intraspécifique reste élevée, et le caractère n'est pas toujours probant à lui seul. La largeur des glumes a été utilisée par Schuyler (**42**) pour définir des espèces à mon avis discutables; de plus c'est une mesure délicate á effectuer valablement (c'est, en fait, la demi-largeur qui est accessible à l'investigation); plus intéressant que la largeur semble le rapport longueur/largeur, qui définit la forme générale de la glume ; largement triangulaire chez *S. articulatus*, elle est plus étroitement lancéolée chez *S. lateriflorus*, et devient oblongue chez *S. roylei* ou *S. hooperiæ*.

Le sommet de la glume peut être obtus ou aigu, mutique, mucroné ou même muni, comme chez *S. hooperiæ*, d'une bréve arête recourbée. Les flancs de la glume sont plus ou moins fortement nervés, caractère distinguant *S. supinus* de *S. lateriflorus* et *S. vohemarensis* de *S. roylei*. La coloration des glumes, résultat de la plus ou moins grande extension de taches de pigmentation due à des tanins, ne semble pas d'un grand secours dans la classification du groupe, cette coloration étant dans une même espèce sujette à de trop grandes variations apparemment anarchiques et sans doute en relations avec les conditions écologiques très rapidement variables qu'elles subissent dans leurs biotopes habituels.

Le bord des glumes, dans le groupe *supinus*, est fréquemment très finement cilié; le caractére a été utilisé pour séparer des espéces du groupe: son emploi paraît néanmoins aléatoire, ces cils trés courts étant à la limite du pouvoir d'observation courant et pouvant être aisément endommagés en herbier; leur développement, en outre, paraît assez variable.

6. Fleur

Contrairement à ce qui se passe parfois chez d'autres Cypéracées, les étamines fournissent peu de caractéres utiles, les variabilités intraspécifiques recouvrant complétement les différences moyennes éventuelles.

Les soies hypogynes, par contre, méritent une mention particulière : il est des espèces avec soies hypogynes constantes quoique assez peu développées, surtout dans les fleurs aériennes (*S. dissachanthus*, *S. hooperiæ*), et des espèces toujours dépourvues de soies hypogynes (la majorité du groupe des *Supini*); quant à *S. supinus*, il présente très couramment des rudiments minuscules de soies hypogynes formant une sorte de disque à la base de l'akéne, un peu comme chez *Schœnoplectus pulchellus* (**40**), particularité qui ne semble pas avoir été fréquemment signalée. Lorsque cette espèce a des soies hypogynes développées, ce qui se produit dans l'est de son aire, en U.R.S.S., mais que tous les autres caractères restent semblables, il n'y a, à mon avis, pas lieu de considérer un taxon spécifiquement

Source : MNHN, Paris

distinct (*S. melanospermus* Mey.), mais tout au plus une variété, d'ailleurs sympatrique avec *S. supinus*. Le phénomène est tout à fait comparable avec ce qui s'observe chez *S. juncoides* ou *S. smithii*, ainsi que chez bien d'autres Cypéracées. Chez les *Supini*, on observe exactement la même chose chez *S. articulatus*.

Le nombre de stigmates a depuis longtemps été considéré comme un caractère important et solide pour distinguer des espèces telles que les endémiques malgaches, toutes à deux stigmates (y compris dans les fleurs basicaules), ou encore *S. erectus*, *lævis*, *dissachanthus*. Toutefois, l'observation d'un grand nombre d'échantillons de *S. lateriflorus* et *S. erectus* — espèces entre lesquelles le nombre de stigmates est la différence la plus tangible — montre que ce critère, très généralement utilisable, est parfois mis en défaut : certains épillets de l'une ou l'autre de ces espèces peuvent parfois contenir des fleurs à 2 et à 3 stigmates; la délimitation est même dans certains cas complètement obscurcie, et l'on peut se demander si des cas d'hybridation ne sont pas responsables de cet état de choses (observé tout particulièrement en Afrique orientale et en Amérique du Nord).

Il faut rappeler que le nombre de stigmates n'a sans doute qu'une importance relative, puisque dans beaucoup d'espèces à deux stigmates les fleurs basicaules en ont tout de même trois.

7. Akène (pl. 1, p. 125)

Forme, taille et ornementation de l'akène restent parmi les caractères les plus fiables pour la délimitation et la détermination des espèces de ce groupe. Lenticulaire chez les espèces à deux stigmates (avec parfois un pied très caractéristique chez *S. oxyjulos*, rappelant *Cyperus podocarpus*), il est trigone chez les autres espèces, parfois presque triquètre dans le groupe de *S. articulatus* où les angles sont en général bien nets alors qu'ils sont, ailleurs, émoussés ou obscurcis par les rides ondulées de l'ornementation.

L'ornementation est, en effet, dans tout le groupe, du type ridé-ondulé transversalement; mais cette ornementation est parfois suffisamment indistincte pour que l'akène soit lisse et brillant; parfois au contraire, elle donne à la surface de l'akène un aspect très accidenté par des bourrelets (*S. vohemarensis*) ou des crêtes aiguës (*S. microglumis*). L'intensité des rides est variable, et on peut passer ainsi, chez *S. erectus* de rides très marquées à une surface complètement lisse; mais le type d'ornementation semble moins variable; c'est ce qui me fait séparer au rang spécifique *S. proximus*, *S. microglumis* et *S. leucanthus*, par ailleurs très semblables.

Les excellentes photographies de surface d'akènes au microscope électronique à balayage présentées par Schuyler (**45**) montrent très clairement l'unité de la sect. *Supini*, sa proximité de la sect. *Actæogeton* et l'originalité de ce groupe par rapport aux autres *Schœnoplectus* et aux autres *Scirpus s. lat.*; ces vues montrent des cellules épidermiques étroites, allongées longitudinalement et disposées en bandes parallèles correspondant aux rides. Une telle disposition se retrouve un peu partout dans la famille

Source : MNHN, Paris

(*Fimbristylis hispidula, Pycreus flavescens*) mais, dans *Schœnoplectus*, semble bien caractériser les sect. *Supini* et *Actæogeton*. Dans un autre travail du même auteur (**44**) se trouve illustrée une variation d'intensité d'ornementation chez diverses populations qui, pour moi, représentent une espèce unique, *S. erectus*.

TABLEAU SYNOPTIQUE DES CARACTÈRES

Les combinaisons des divers caractères étudiés caractérisant spécifiquement les taxons révisés sont rassemblés dans le tableau **4**; la comparaison de ces combinaisons a permis d'apprécier le degré d'affinité entre les espèces de la sect. *Supini*, degré approximativement schématisé par la figure 5.

LISTE DES CARACTÈRES UTILISÉS (TABL. 4)

1. Tige et bractée sans (—) ou avec (+) cloisons transversales.
2. Bractée involucrale plus courte (—) ou plus longue (+) que la tige.
3. Nœud caulinaire absent (—) ou présent (+).
4. Limbe foliaire totalement nul (—) ou développé même faiblement (+).
5. Inflorescence potentiellement diffuse (—) ou constamment compacte (+).
6. Épillets 1-n et fl. basicaule 0-1 (—) ou épillet 1 et fl. basicaules n (+).
7. Glumes grandes (plus de 3 mm) (—) ou petites (+).
8. Glumes avec (—) ou sans (+) nervures latérales.
9. Glumes avec (—) ou sans (+) mucron net.
10. Soies hypogynes ± présentes (—) ou constamment absentes (+).
11. Étamines 3 (—) ou 2 (+).
12. Stigmates aériens 3 (—) ou 2 (+).
13. Stigmates basicaules 3 (—) ou 2 (+).
14. Akène lisse (—) ou orné (+).
15. Ornementation nulle ou en rides arrondies (—) ou en crêtes aiguës (+).

Nous avons une fois de plus affaire à un groupe dans lequel les caractères s'associent de façon très indépendante, sans montrer la plupart du temps de corrélations notables; l'évolution y semble très réticulée, si l'on excepte l'enchaînement assez remarquable qui conduit de *Schœnoplectus hooperiæ* à *S. vohemarensis*; même si l'on distingue parmi ces plantes toutes fortement affines trois groupes plus ou moins nets, aucun caractère ne peut à lui seul permettre de les définir, et il paraît hors de question de leur affecter un statut taxonomique formel; le groupe le plus net correspond à une évolution maximum de l'inflorescence basicaule, allant jusqu'à la disparition de l'inflorescence normale, réduite de toute façon à un épillet unique; il compte les trois espèces malgaches *S. reductus*, *perrieri* et *aberrans*. Un second groupe compte toutes les espèces à inflorescence complètement condensée en tête, sauf *S. dissachanthus* qui occupe une position isolée, mais se rattache plutôt au dernier groupe constitué des espèces à inflorescence non complètement condensée (entrenœud visible).

Il n'est pas inutile de souligner que ce regroupement assez imprécis selon les quelques caractères mentionnés ci-dessus ne résulte pas d'un choix arbitraire de ces caractères, mais que ceux-ci semblent, *a posteriori*, définir

Source : MNHN, Paris

Espèces \ Caractères	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. *S. dissachanthus*	—	—	+	—	+	—	+	+	—	—	+	+	—	+	+
2. *S. junceus*	—	—	+	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	+
3. *S. lateriflorus*	—	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	—
4. *S. saximontanus*	—	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	+
5. *S. erectus*	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
6. *S. heterophyllus*	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
7. *S. microglumis*	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	—	—	+	+
8. *S. leucanthus*	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	+	—
9. *S. proximus*	—	+	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	+	—
10. *S. supinus*	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
11. *S. hooperiæ*	—	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
12. *S. articulatus*	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
13. *S. prælongatus*	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
14. *S. senegalensis*	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+	—	—	—	+	—
15. *S. roylei*	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+	+	—	—	+	—
16. *S. vohemarensis*	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—
17. *S. oxyjulos*	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—
18. *S. lævis*	—	+	+	—	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—
19. *S. reductus*	—	+	—	—	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+	—
20. *S. aberrans*	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
21. *S. perrieri*	—	+	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	+	—	—

Fig. 4. — Tableau de la répartition des caractères dans la sect. *Supini*.

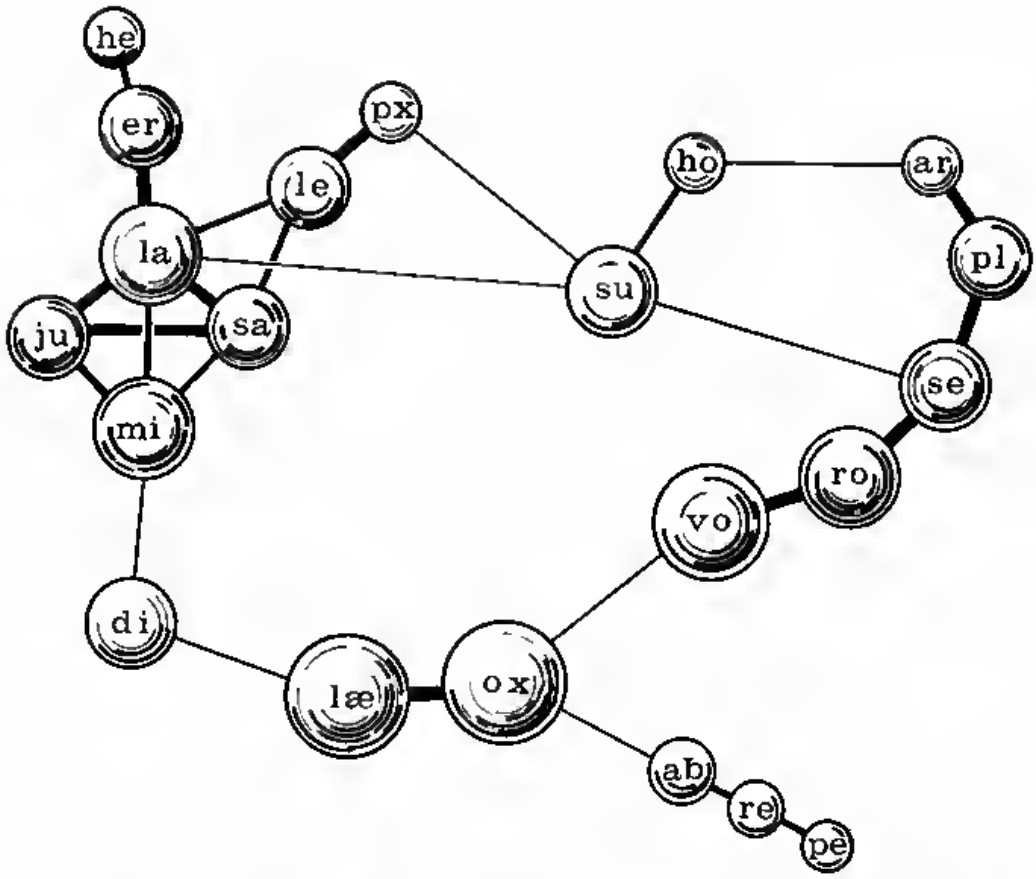
le mieux des groupements d'espèces résultant d'une étude comparative des nombreux caractères disponibles.

Devant une telle situation, il est bien sûr très difficile de présenter les espèces dans une séquence linéaire progressive, d'autant que les directions évolutives au sein d'un tel groupe ne sont pas toutes évidentes. Chacune des espèces présente des caractères qu'on peut considérer comme évolués, d'autres comme primitifs, d'autres enfin dont la signification évolutive reste très incertaine.

Clef des espèces

1. Tige et bractée transversalement cloisonnées (les cloisons apparaissent mieux par frottement). Inflorescence en tête compacte.
   2. Tige et bractée épaisses (diam. 3-5 mm). Glumes grandes (3-4 mm), plurinerves, souvent tachées de pourpre. Épillets de 10-15 × 4-5 mm.
      3. Akène lisse, brillant ..... 12. *Sch. articulatus.*
      3'. Akène transversalement ridé ..... 13. *Sch. prælongatus.*
   2'. Tige et bractée plus minces. Glumes de moins de 3 mm.
      4. Glumes triangulaires aussi larges que longues, obtuses-arrondies, densément imbriquées même à maturité. Akène trigone de 1-1,7 mm, à faces ridées mais angles lisses. Tige généralement bien cloisonnée. Étamines 3..... 14. *Sch. senegalensis.*

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — **Schœnoplectus** sect. **Supini** (Cherm.) J. Rayn. Schéma des interrelations taxonomiques entre les espèces de la section. Les espèces sont représentées par les deux premières lettres de leur épithète, à l'exception de *S. proximus* (**px**) et *S. prælongatus* (**pl**). L'épaisseur des traits de liaison est en gros fonction du degré d'affinité.

4'. Glumes oblongues plus étroites, plus ou moins étalées à maturité. Cloisonnement de la tige souvent discret. Akène de 0,8-1,2 mm, ridé même sur les angles. Étamines 2.
5. Stigmates 3, akène trigone à rides nombreuses. Glumes plurinerves..... 15. *Sch. roylei.*
5'. Stigmates 2, akène lenticulaire à rides peu nombreuses mais profondes. Glumes sans nervures sur les flancs. 16. *Sch. vohemarensis.*

1'. Tige et bractée sans cloisons transversales visibles.
6. Epillet entièrement enveloppé par la base de la bractée. Plusieurs fleurs basicaules par tige. Akène lenticulaire lisse de 1,5 mm. 21. *Sch. perrieri.*
6'. Inflorescence aérienne bien visible, non dissimulée par la bractée.
7. Epillet unique, très petit (2 mm), 1-2-flore. Plante naine de 2-5 cm. Plusieurs fleurs basicaules par tige. Akène lenticulaire ridé de 1,1 mm..... 20. *Sch. aberrans.*
7'. Épillets pluriflores.
8. Tige pourvue, au-dessus des feuilles basilaires (mais parfois caché dans la gaine basilaire supérieure) d'un nœud portant une feuille caulinaire n'axillant jamais de fleur basicaule (celle-ci, si elle existe, se trouvant dans la gaine basilaire supérieure).

Source : MNHN, Paris

9. Bractée plus grande que la tige (ou au moins l'égalant), l'inflorescence semblant le plus souvent confinée vers le bas de la plante. Stigmates 2.
   10. Épillets 1-2, longs de 10-15 mm, redressés parallèlement à la tige. Glumes de 3,5-4 mm. Akène lisse rétréci en pied à la base, long de 2-2,6 mm. 17. *Sch. oxyjulos.*
   10'. Épillets plus nombreux, plus courts, dirigés en tous sens. Glumes de 1,7-2,2 mm. Akène de 0,8-1,1 mm.
      11. Akène lisse ..... 18. *Sch. lævis.*
      11'. Akène à rides peu nombreuses mais profondes. ..... 16. *Sch. vohemarensis.*

9'. Bractée plus courte que la tige, l'inflorescence paraissant insérée vers le tiers supérieur de la plante.
   12. Stigmates 3, akène trigone. Glumes de 2,5-3 mm.
      13. Akène orné de crêtes aiguës en ailettes parallèles.
         14. Limbe foliaire totalement absent.. 2. *Sch. junceus.*
         14'. Un limbe foliaire au moins rudimentaire. ..... 4. *Sch. saximontanus.*
      13'. Akène orné de rides ondulées arrondies. 3. *Sch. lateriflorus.*
   12'. Stigmates 2, akène lenticulaire.
      15. Glumes longues de 2,4-2,7 mm. Soies hypogynes présentes. Akène à crêtes ailées aiguës. ..... 1. *Sch. dissachanthus.*
      15'. Glumes longues de 2,8-3,5 mm. Soies hypogynes nulles.
         16. Glumes à flancs sans nervures. Akène ± fortement ridé, très rarement presque lisse. Limbe foliaire peu développé. 5. *Sch. erectus.*
         16'. Glumes pourvues de nervures latérales nettes. Akène lisse. Limbes foliaires nombreux, développés, les submergés rubanés, les aériens canaliculés..... 6. *Sch. heterophyllus.*

8'. Tige sans nœud entre la dernière gaine basilaire (abritant souvent une fleur basicaule) et l'inflorescence normale.
   17. Gaines foliaires sans trace de limbe même rudimentaire. Glumes pourvues d'une courte arête excurvée. Soies hypogynes constantes, courtes, en crochet au sommet. Akène lisse de 1 mm..... 11. *Sch. hooperiæ.*
   17'. Limbe foliaire développé au moins en mucron prolongeant la gaine. Glumes mutiques ou à mucron droit. Akène normalement ridé transversalement.
      18. Stigmates 2. Plusieurs fleurs basicaules par tige. ..... 19. *Sch. reductus.*
      18'. Stigmates 3. Fl. basicaule 0-1 par tige.
         19. Glumes de moins de 2 mm.
            20. Akène orné de crêtes ailées; plante de 10-25 cm, bractée plus courte que la tige. ..... 7. *Sch. microglumis.*
            20'. Akène à rides non aiguës; plantes de 3-10 cm, bractée plus longue que la tige. ..... 9. *Sch. proximus.*
         19'. Glumes de plus de 2 mm. Akène ridé-ondulé.
            21. Constamment une fleur basicaule par tige. Bractée plus courte que la tige... ..... 8. *Sch. leucanthus.*
            21'. Fleurs basicaules tout à fait exceptionnelles. Bractée plus longue que la tige. ..... 10. *Sch. supinus.*

Source : MNHN, Paris

SYNOPSIS DES ESPÈCES

1. **Schœnoplectus dissachanthus** (S. T. Blake) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus dissachanthus* BLAKE, Victor. Natur. **63** : 116 (1946).
— *S. debilis* auct. *non* PURSH : BENTH., Fl. Austr. **7** : 332 (1878).
— *S. erectus* auct. *non* POIR. : FITZGERALD, Journ. Proc. Roy. Soc. W. Austr. **3** : 123 (1917).
— *S. supinus* auct. *non* L. : FITZGERALD, *l.c.* : 123 (1917).

TYPE : *Blake 14080*, Queensland (holo-, BRI; iso-, MEL, NSW).

Australie.

Amphicarpie signalée lors de la description originale en 1946 (BLAKE, **6**). Bonne illustration jointe.

Cette espèce taxonomiquement assez isolée semble à certains égards intermédiaire entre la sect. *Supini* et *S. juncoides* (d'où les diverses déterminations antérieures à sa description), et pourrait, avec ses soies hypogynes constamment bien développées, représenter un rameau encore proche de la souche ancestrale des *Supini*, sans doute issue des *Actæogeton*. Géographiquement ces derniers sont plus particulièrement diversifiés sur le pourtour du Pacifique, et la situation australienne de *S. dissachanthus* s'accorde assez avec cette hypothèse.

2. **Schœnoplectus junceus** (Willd.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Schœnus junceus* WILLD., Phytogr. **1** : 2, *tab. 1, 4* (1794), *non Scirpus junceus* FORST. F. 1786.
— *Scirpus aureiglumis* S. HOOPER, Kew Bull. **26** (3) : 581 (1972).
— *Isolepis pentasticha* BÓCK., Flora **1859** : 446 (1859), *e descr.* (type : *Peters*, Zanzibar, B, *n.v.*).
— *Scirpus supinus* auct. *non* L. : C. B. CL., Fl. Trop. Afr. **8** : 452 (1902), *p.p.*; CHERM., Bull. Soc. Bot. Fr. **81** : 264 (1931), *p.p.*; Arch. Bot. Caen 7, mem. 4 : 18 (1936), *p.p.*; HUTCH., Fl. W. Trop. Afr., ed. 1, **2** (2) : 466 (1936), *p.p.*

TYPE : *Isert s.n.*, Ghana (holo-, C; photo, P!).

Afrique tropicale, du Sénégal au Kenya et à la Rhodésie, des régions soudaniennes, mais à localités assez disséminées, restant à signaler de nombreux pays.

Amphicarpie encore non signalée, fréquente.

Espèce voisine de *S. lateriflorus* dont elle se distingue toutefois très bien par son akène plus petit à ornementation de crêtes aiguës, caractère qu'elle partage avec *S. microglumis*, *S. saximontanus* et le beaucoup plus distant *S. dissachanthus*.

3. **Schœnoplectus lateriflorus** (Gmel.) Lye, Bot. Notis. **124** : 290 (1971).

— *Scirpus lateriflorus* GMEL., Syst. Veg., ed. 13, **1** : 127 (1791).
— *S. supinus* var. *lateriflorus* (GMEL.) KOYAMA, Journ. Fac. Sc. Un. Tokyo, sect. 3, **7** (6) : 302 (1958).

Source : MNHN, Paris

— *S. lateralis* RETZ., Obs. **4** : 12 (1786), *non* FORSSK. 1775. Même type que *S. lateriflorus*.
— *Isolepis ambigua* STEUD., *in* ZOLL., Syst. Verz. **1** : 62 (1854), *nom. nud.*, *non* NEES 1834 *nec* STEUD. 1855.
— *I. oryzetorum* STEUD., Syn. Pl. Glum. **2** : 96 (1855) ('*oryectorum*') (type : *Zollinger* 1882, Java, P!).
— *Scirpus oryzetorum* (STEUD.) OHWI, Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Un. B **18** : 112 (1944).
— *Isolepis ? juncoides* MIQ., Fl. Ind. Bat. **3** : 312 (1856) (type : *Junghans*, Java).
— *Scirpus erecto-gracilis* HAYATA, Ic. Pl. Form. **6** : 114 (1916) (type : *Nakahara 510*, TI).
— *Scirpus supinus* auct. *non* L. : ROXB., Fl. Ind., ed. **1**, **1** : 219 (1820); BÖCK., Linnæa **36** : 699 (1870), *p.p.*; F.-VILL., Nov. App. : 308 (1882); A. GRAY, Am. Journ. Sc. **12** : 467 (1876), *p.p.*, *quoad Griffith. specim.*; C. B. CL., Fl. Trop. Afr. **8** : 452 (1902), *p.p.*; RIDL., Mat. Fl. Mal. Pen. **3** : 79 (1907); CAMUS, Fl. Gén. Indo-Ch. **7** : 135 (1912); CHERM., Bull. Soc. Bot. Fr. **81** : 264 (1934), *p.p.*; Arch. Bot. Caen **7**, mem. **4** : 18 (1936), *p.p.*; Fl. Madag. **29** : 149 (1937); HUTCH., Fl. W. Trop. Afr., ed. **1**, **2** (2) : 466 (1936), *p.p.*
— *Isolepis supina* auct. *non* (L.) R. BR. : NEES, *in* WIGHT, Contr. Bot. Ind. : 107 (1834).
— *Eleocharis tristachyos* auct. *non* ROTTB. : MORITZI, Syst. Verz. : 97 (1846).
— *Isolepis uninodis* auct. *non* DEL. : MIQ., Fl. Ind. Bat. **3** : 308 (1856).
— *Scirpus supinus* var. *uninodis* auct. *non* (DEL.) ASCH. & SCHWEINF. : C. B. CLARKE, Fl. Br. Ind. **6** : 656 (1893); Fl. Trop. Afr. **8** : 453 (1902), *p.p.*; Phil. Journ. Sc. **2** : 99 (1907).
— *S. erectus* auct. *non* POIR. : BERH., Fl. Sén., ed. 1 : 216 (1954), et ed. 2 : 361 (1967).
— *S. lateralis* auct. *non* FORSSK. : RAYMOND, Nat. Canad. **84** : 132 (1957), *p.p.*
— *S. uninodis* auct. *non* (DEL.) COSS. & DUR. : BEETLE, Am. Journ. Bot. **29** : 656 (1942), *p.p.*, *quoad specimen cum flore basali a Grayo annotatum, a Griffithio lectum.*

TYPE : *Koenig s.n.*, Sri Lanka, LD.

Espèce paléotropicale à vaste répartition, des régions à saison sèche marquée, depuis la Mauritanie jusqu'à l'Afrique du Sud et Madagascar; en Asie tropicale de l'Inde à la Chine méridionale; Indonésie, Philippines, Australie.

Amphicarpie signalée pour la première fois par GRAY (**20**) en 1876, sous le nom de *Scirpus supinus*, pour une plante du Bengale. Bonne illustration dans HAINES (**21**).

La confusion entre cette espèce tropicale et le taxon linnéen tempéré *S. supinus* a débuté très tôt, avec VAHL semble-t-il (**48**); il a fallu un siècle et demi avant que BLAKE (**7**) s'avise des différences discrètes, mais constantes entre les matériaux tropicaux et européens, et que KERN (**26**) clarifie complètement la question en distinguant *S. lateriflorus* à la fois de *S. erectus* (reprenant les critères de CHERMEZON, **13**) et de *S. supinus*.

RAYMOND (**38**) a voulu reprendre pour cette espèce le nom de *Scirpus lateralis* Forssk. 1775, évidemment antérieur à *S. lateriflorus* Gmel. Le problème est que, dès le début du XIXe siècle, VAHL (**48**) place la plante de FORSSKÅL parmi les « obscuri » en raison d'une description fort insuffisante et de l'absence de type dans l'herbier FORSSKÅL. On n'en sait pas plus aujourd'hui, et il fallait tout l'optimisme de RAYMOND pour oser écrire que « Forskal's description, though brief, is as good as any published in his day »! En fait, il n'est pas possible, même en se limitant aux quelques espèces connues d'Arabie, d'identifier avec certitude la plante de FORSSKÅL : peut-être est-ce, comme le suggère BLAKE (**7**), *Schœnoplectus litoralis* (Schrad.) Palla; mais peut-être aussi s'agit-il d'un autre genre...

Source : MNHN, Paris

4. **Schœnoplectus saximontanus** (Fern.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus saximontanus* FERNALD, Rhodora **3** : 251 (1901).
— *S. supinus* var. *saximontanus* (FERN.) KOYAMA, Can. Journ. Bot. **40** : 920 (1962).
— *S. bergsonii* SCHUYLER, Not. Nat. Philad. **423** : 6 (1969), syn. nov. (type : *Schuyler 4032*, PH).
— *S. supinus* auct. *non* L. : GRAY, Man. Bot. N.U.S., ed. 5 : 563 (1868).
— *S. supinus* var. *hallii* auct. *non* (GRAY) GRAY : GRAY, Am. Journ. Sc. **12** : 467 (1876), *p.p.*

TYPE : *Wight s.n.*, Texas, GH.

Amérique du Nord : États-Unis (Middle West), Mexique.

Amphicarpie indiquée par GRAY en 1876 (**20**) sous le nom de *Scirpus supinus* var. *hallii :* « in those with trifid as well as those with bifid [*S. erectus*] stigmas of the ordinary flowers ».

Espèce vicariante en Amérique du *S. lateriflorus* de l'Ancien Monde, dont elle reste très proche quoique constamment distincte par l'ornementation cristée de ses akènes. Par contre, il semble difficile de maintenir un statut spécifique distinct pour les populations du littoral texan (*S. bergsonii* Schuyler).

5. **Schœnoplectus erectus** (Poir.) Palla ex J. Rayn., *comb. valid.;* Palla, Monde des Plantes **12** : 40 (1910), *comb. nud., quoad comb. tantum, excl. specim. cit.*

— *Scirpus erectus* POIR., Enc. Méth., Bot. **6** : 761 (1804).
— *S. supinus* subvar. *erectus* (POIR.) ROUY, Fl. Fr. **13** : 380 (1912), *quoad comb. tant.*
— *Isolepis uninodis* DEL., Descr. Égypte **2** : 152, *tab. 6, fig. 1* (1813) (type : *Delile*, holo-, MPU!; iso-, P!).
— *Scirpus uninodis* (DEL.) COSS. & DUR., Fl. Algér. **2** : 310 (1867).
— *S. supinas* var. *uninodis* (DEL.) ASCH. & SCHWEINF., Ill. Fl. Égypte : 157 (1887); C. B. CL., Fl. Trop. Afr. **8** : 453 (1902), *p.p.*
— *S. supinus* subsp. *uninodis* (DEL.) BATT. & TRAB., Fl. Alg., Mon. : 100 (1895); MAIRE, Fl. Afr. Nord **4** : 61 (1957).
— *S. supinus* var. *digynus* BOISS., Fl. Or. **5** : 380 (1884), *non* BÖCK. 1870. Fondé sur *I. uninodis*.
— *S. hallii* GRAY, Man. Bot. N.U.S., ed. 3, Add. : 97 (1863) (type : *Hall s.n.*, GH, NY, US).
— *S. supinus* var. *hallii* (GRAY) GRAY, Man. Bot. N.U.S., ed. 5 : 563 (1867).
— *S. uninodis* var. *hallii* (GRAY) BEETLE, Am. Journ. Bot. **29** : 656 (1942).
— *S. annamicus* RAYMOND, Nat. Canad. **84** (6-7) : 137 (1957), syn. nov. (type : *Clemens 3277*, P!).
— *S. guaraniticus* PEDERSEN, Bot. Tidskr. **57** : 42, *fig. 3* (1961) (type : *Pedersen 962*, C; photo, K!).
— *S. erismanæ* SCHUYLER, Not. Nat. Philad. **423** : 3 (1969), syn. nov. (type : *Schuyler 4012*, PH).
— *S. wilkensii* SCHUYLER, *l.c.* : 4 (1969), syn. nov. (type : *Schuyler 4025*, PH).
— *S. raynalii* SCHUYLER, Not. Nat. Philad. **438** : 1 (1971), syn. nov. (type : *Yalala 425*, P! K!).
— *S. sinuatus* SCHUYLER, *l.c.* : 2 (1971), syn. nov. (type : *Story 5155*, K!).
— *S. supinus* auct. *non* L. : BENTH., Fl. Austral. **7** : 331 (1878).

Source : MNHN, Paris

TYPE : *Du Petit-Thouars 13*, Maurice[1] (holo-, iso-, P!).

Pantropicale des régions sèches à aire très disjointe : Lybie, Égypte, Sénégal, Mali, Nigeria, Uganda, Tanzanie, Afrique méridionale, Madagascar, Maurice, Viêt Nam, Australie, États-Unis, Mexique, Argentine, Paraguay.

Amphicarpie fréquente, quoique d'abord niée par KERN (**27**); signalée par BLAKE (**8**) en 1969.

Malgré la relative variabilité des spécimens et les importantes disjonctions constatées, il me semble impossible de maintenir des distinctions spécifiques au sein du matériel étudié; les spécimens nord-américains ne se distinguent pas de ceux de l'Ancien Monde, contrairement au cas des *S. lateriflorus* et *saximontanus ;* l'ornementation des akènes offre les mêmes variations d'intensité tant en Amérique qu'en Afrique ou en Australie, et des intermédiaires se rencontrent aisément; aussi m'est-il impossible de maintenir au rang spécifique les taxons créés par SCHUYLER, malgré les nombres chromosomiques différents observés (**42**), nombres, qui assurément reflètent une variabilité intraspécifique indéniable, mais ne peuvent, à eux seuls ou même accompagnés des faibles différences morphologiques invoquées, que mettre en évidence des races locales et non des espèces distinctes.

Le nom de *Scirpus erectus* a été l'objet de confusions regrettables, répétées et tenaces. C'est CLARKE qui, bien qu'il ait annoté le type de POIRET — mais sans le reconnaître pour tel — a le premier confondu cette espèce avec *S. juncoides* Roxb.; cette dernière espèce existant autour du Pacifique et en Amérique du Nord, sous le nom de *S. purshianus*, l'erreur a proliféré parmi les auteurs américains et russes, et en particulier BEETLE qui (**3**) rattache comme variété à *S. erectus* une espèce voisine de *S. juncoides*, *S. wallichii ;* ceci bien que CHERMEZON ait depuis longtemps déjà (**13**) relevé et corrigé l'erreur de CLARKE, tout en apportant une erreur personnelle en identifiant comme *S. erectus* un spécimen d'une espèce alors inédite, *S. oxyjulos...*

Quant à la confusion entre *S. erectus* et *S. lateriflorus*, elle a été entretenue par BLAKE (**7**) et surtout RAYMOND (**38**) pour que « there is absolutely no doubt that all these names [*S. lateralis*, *Isolepis uninodis* et *S. lateriflorus*] apply to the same species » ceci bien qu'il décrive comme nouveau, trois pages plus loin, son *Scirpus annamicus*, qui n'est autre que *S. erectus*!

La combinaison *Schœnoplectus erectus*, quoique acceptée par l'Index Kewensis (Suppl. 4) comme publiée par PALLA, demande à être validée ici; en effet dans l'article en question (**36**) consacré à une liste de Cypéracées coréennes et japonaises, PALLA ne fait aucune référence au basionyme, la citation de POIRET entre parenthèses ne pouvant constituer une référence suffisamment précise. D'autre part, notons que PALLA suivait CLARKE

1. Et non Madagascar, comme indiqué par POIRET dans son prolologue (*l.c.*); c'est d'abord sur l'étiquette de l'isotype conservé personnellement par POIRET qu'apparaît cette erreur, résultant vraisemblablement d'un *lapsus calami*.

Source : MNHN, Paris

dans l'application erronée du nom, et que le matériel cité appartient en réalité à *S. juncoides*.

6. **Schœnoplectus heterophyllus** (Schuyler) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus heterophyllus* SCHUYLER, Brittonia **22** (2) : 151-153 (1970).
— *S. erectus* auct. *non* POIR. : CHERM., Flore Madag. **29** : 149 (1937), *p.p.*

TYPE : *Perrier de la Bâthie 1543*, Madagascar (holo-, P!).

Madagascar (Ambongo).

Amphicarpie inconnue, ceci en rapport avec l'habitat aquatique du matériel récolté.

Espèce connue de seulement deux spécimens, méritant donc des recherches complémentaires. Bien que très proche de *S. erectus* elle semble pouvoir être maintenue en raison des glumes nervées et des akènes lisses (encore que ce dernier caractère puisse parfois se rencontrer chez de vrais *S. erectus*). Par contre, la présence de feuilles rubanées submergées n'a rien d'exceptionnel dans le groupe; on peut souvent observer les restes de telles feuilles à la base d'individus dont la croissance s'est d'abord effectuée dans l'eau avant l'asséchement de la mare temporaire, ceci chez *S. erectus*, *S. leucanthus* ; l'existence de nombreuses feuilles de ce type chez *S. heterophyllus* peut très bien n'être que la réponse biologique normale à un habitat exceptionnellement inondé en permanence, et n'avoir par conséquent aucune valeur taxonomique particuliére.

7. **Schœnoplectus microglumis** Lye, Bot. Notis. **124** : 287 (1971).

— *Scirpus supinus* auct. *non* L. : C. B. CL., Fl. Trop. Afr. **8** : 452 (1902), *quoad specim. Q.-Dillon.*

TYPE : *Langdale-Brown 2323*, Uganda, KAW, MHU.

Afrique orientale, de l'Éthiopie à la Zambie.

Amphicarpie encore non signalée, constatée dans tous les spécimens conservés à Paris.

Espéce récemment décrite, encore peu connue, se distinguant de *S. lateriflorus* non seulement par la petite taille de toutes les parties de l'inflorescence, mais aussi par l'absence de nœud à la base de la tige, caractère qui la rapproche des *S. leucanthus* et *proximus*. Akéne à ornementation cristée.

8. **Schœnoplectus leucanthus** (Böck.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus leucanthus* BÖCK., *in* SCHINZ, Verh. Bot. Ver. Brandenb. **29** : 46 (1888); PODLECH, Prodr. Fl. Südwestafr. **165** : 49 (1967).
— *Isolepis supina* var. *tenuis* NEES, Linnæa **10** : 156 (1836) (syntypes : 4 échantillons *Ecklon s.n.*, iso-, P!).

Source : MNHN, Paris

— *Scirpus supinus* var. *leucosperma* C. B. CL., Fl. Cap. 7 : 228 (1898) (type : *Drège 7414*, K! P!).
— *Isolepis supina* var. *leucosperma* NEES ex DRÈGE, Flora 26, Zwei Pflanz. Doc. : 195 (1843), *nom. nud.*
?— *Scirpus thunbergii* A. SPRENG., Tent. Suppl. Syst. Veg. : 4 (1828).

TYPE : *Schinz 379*, Afrique du Sud (iso-, K!).

Afrique du Sud, S.W. Africain.

Amphicarpie signalée en 1882 par JACKSON (**26**) sous le nom de *Scirpus supinus*.

Petite annuelle très proche de l'espèce suivante, mais en différant, autant qu'on puisse juger d'après les quelques spécimens existant, par la longueur relative de la bractée et par l'ornementation de l'akène à rides beaucoup plus serrées dans la présente espèce; ces détails, joints à l'éloignement géographique, me font maintenir un statut spécifique distinct.

Le nom *Scirpus thunbergii* A. Spreng. est valide et légitime; il pose un problème de nomenclature car CLARKE (**16**) le place dans la synonymie de son *S. supinus* var. *leucosperma*. Mais les autres auteurs sont muets à ce sujet, et la description originale ne semble pas bien s'appliquer à *S. leucanthus*. Quoique non explicitement désigné par A. SPRENGEL, le type a probablement été récolté par THUNBERG mais ne figure pas dans son herbier. Je préfère considérer *Scirpus thunbergii* comme un *nomen dubium* tant que ce type n'est pas retrouvé.

9. **Schœnoplectus proximus** (Steud.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Isolepis proxima* STEUD., Syn. Pl. Glum. 2 : 95 (1855).
?— *Scirpus polycoleus* DE NOT., Ann. Sc. Nat., ser. 3, 9 : 326 (1848) (type : *Figari in Viviani*, GE, *delet.* [1]).
?— *Isolepis polycolea* (DE NOT.) STEUD., Syn. Pl. Gl. 2 : 96 (1855).
— *Scirpus supinus* var. *minimus* BOISS., Fl. Orient. 5 : 380 (1884), *excl. syn. S. pollicaris Del.* Fondé sur *Isolepis proxima* Steud.
— *Scirpus supinus* auct. *non* L. : QUÉZEL, Mém. Inst. Rech. Sah. 4 : 121 (1958); GILLET, Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. B, 17 : 181, 194 (1968).

TYPE : *Schimper 31*, Égypte (holo-, P!; iso-, BM!).

Afrique sèche : Égypte, Tchad, Éthiopie, Tanzanie.

Amphicarpie non signalée quoique particulièrement constante et évidente, les bases des touffes étant renflées par les nombreux fruits basicaules. Cette espère de petite taille est restée pratiquement méconnue depuis sa description. H. GILLET en a ramené un matériel particulièrement abondant et excellent de l'Ennedi.

1. Il ne m'a pas été jusqu'ici possible de retrouver un matériel authentique de ce taxon, dont l'importance est particulière, étant donné la priorité de l'épithète, si la synonymie proposée se trouvait confirmée.

Source : MNHN, Paris

10. **Schœnoplectus supinus** (L.) Palla, Bot. Jahrb. **10** : 299 (1889).

— *Scirpus supinus* L., Sp. Pl., ed. 1 : 49 (1753).
— *Isolepis supina* (L.) R. Br., Prodr. Fl. Nov. Holl. **1** : 77 (1810).
— *Scirpus halleri* Vitm., Summ. Pl. **1** : 150 (1789), *non* Vill. 1787.
— *S. melanospermus* C. A. Meyer, Mém. Ac. Sc. Pétersb., ser. 6, **1** : 199 (1831) (loc. typic. : Astrakhan, U.R.S.S.).
— *S. supinus* var. *melanospermus* (Mey.) Schmalh., Fl. **2** : 545 (1897).
— *Schœnoplectus melanospermus* (Mey.) Grossh., Fl. Kavk. **1** : 146 (1928).

Type : *herb. Tournefort 5117* (lectotype, P!).

Europe et Asie occidentale tempérées, Algérie (*fide* Maire), Tunisie septentrionale; distribution assez discontinue dans le détail.

Amphicarpie considérée comme inexistante (Blake, 7), en réalité rarissime, constatée chez deux individus (*Leresche s.n.*, entre Lausanne et Morges; et un probable isotype de *Scirpus melanospermus* Mey., des environs de la Caspienne).

Dans la partie orientale de son aire, beaucoup d'individus présentent des soies hypogynes bien développées (*S. melanospermus*); ne différant pas autrement du type linéen, ces populations ne méritent certainement pas une individualisation au rang spécifique; d'une part le plus ou moins grand développement des soies hypogynes est un caractère qui varie très souvent au sein d'une même espèce chez les Cypéracées : on en trouvera des exemples chez *S. articulatus*, autre espèce de la sect. *Supini*, chez des espèces de la section voisine *Actæogeton* (*S. juncoides*, *S. smithii*, cf. Schuyler, **46**) ou de genres différents (*Scirpus*, *Eleocharis*, etc.); dans tous ces cas le critère du développement des soies n'autorise, à lui seul, que la distinction de variétés. D'autre part, les soies développées de *S. melanospermus* ne s'opposent pas à une *absence* chez *S. supinus*, mais bien à des *soies très rudimentaires* qui ne semblent pas avoir été signalées, et sont pourtant aisément observables dans beaucoup d'échantillons ouest-européens; ces soies sont le plus souvent réduites à des dents blanchâtres, minuscules mais nettement aiguës, entourant le pied de l'akène. Ajoutons que la forme sans soies se rencontre jusqu'à l'extrémité orientale de l'aire de l'espèce (désert kirghize, 2 échantillons à P!).

La typification de cette espèce linnéenne réclame un commentaire : Cufodontis (**19**) a indiqué pour type : « *Dalibard* (Parisiis) ». Effectivement le *Floræ Parisiensis Prodromus* de Dalibard (1749) est cité par Linné dans son protologue; mais Linné cite également les *Institutiones* de Tournefort (1700). L'herbier de Linné ne contient aucun *Scirpus supinus*, ceci en conformité avec le signe † inséré dans le protologue linnéen (= espèce connue seulement d'après la littérature). Un lectotype doit donc être désigné. La citation de Cufodontis ne semble pas résulter d'une réelle étude du problème; en effet aucun herbier Dalibard n'est connu; cet auteur ne fait d'ailleurs que se référer lui-même à Tournefort, dans l'herbier duquel se trouve un bon matériel de son *Scirpus supinus minimus, capitulis conglobatis, foliis rotundo-teretibus*, que je désigne ici comme lectotype de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

11. **Schœnoplectus hooperiæ** J. Rayn., *sp. nov.*

Herba annua 10-50 cm alta, caulibus numerosis cæspitosis cylindricis, diam. 1-2 mm, haud septatis, supra basin enodibus. Folia basilaria ad vaginas elaminatas muticas virides margine sursum scariosas reducta, intima plerumque flos fœmineum unicum fovens. Bractea inflorescentiæ erecta longa caulem simulans et continuans, plerumque quam caulem multo longior. Inflorescentia capitata compacta sphærica, in diametro 8-15 mm, e spicis brevibus plerumque numerosis densis constituta, interdum ad 3-4 spicas reducta. Squamæ oblongo-lanceolatæ ca. 3 × 1,4 mm, apice acutæ, carina viridi in aristam excurvatam 0,3 mm longam desinenti, lateribus membranaceis tenuiter ca. 7-nervatis hyalinis vel purpureo-maculatis. Stamina 3, antheris linearibus 0,6 mm longis. Stylus ad 2,5 mm longus ad tertiam partem trifidus. Achænium spicularum acute obavoideo-trigonum atrobrunneum læve nitidum ca. 1 × 0,6 mm, breviter mucronatum. Setæ hypogynæ albidæ breves ca. 1/4-1/2 achænii æquantes, sursum hamosæ, læves. Achænium basale inflato-trigonum, plus minusve dorso complanatum, ca. 1,6 × 1,3 mm, setis destitutum.

Species ex affinitate S. supini, *sed foliis elaminatis et achænio minore lævi præcipue distincta;* S. roylei *habitu simulans sed caulibus haud septatis enodibus, squamis aristatis et achænio lævi setis hypogyniis munito bene distinguenda. Vid. tab. 6.*

TYPUS : *Greenway & Kauuri 14441*, Tanzania : Kinyanlupu, 25 km a Msembi, elev. 540 m, 2.5.1970 (holo-, K!; iso-, P!, NY!).

Tanzanie.

Espèce très intéressante, faisant en quelque sorte le passage entre la série des espèces à tige cloisonnée (*S. articulatus*) et *S. supinus*. Connue aujourd'hui de cinq spécimens de vigueur et de taille assez différentes, mais aux caractères bien constants, cette espèce est dédiée à Miss S. S. HOOPER, cypérologue à l'herbier de Kew, qui avait reconnu l'intérêt de ce matériel. Miss HOOPER, à qui l'on doit l'excellente révision des Cypéracées d'Afrique occidentale de la seconde édition de la Flore d'HUTCHINSON, a en particulier très bien clarifié, pour cette région du monde, la taxonomie des espèces de la sect. *Supini*, jusque-là obscurcie par des confusions répétées sur les noms de *Scirpus supinus* et *erectus*.

12. **Schœnoplectus articulatus** (L.) Palla, Bot. Jahrb. **10** : 299 (1889).

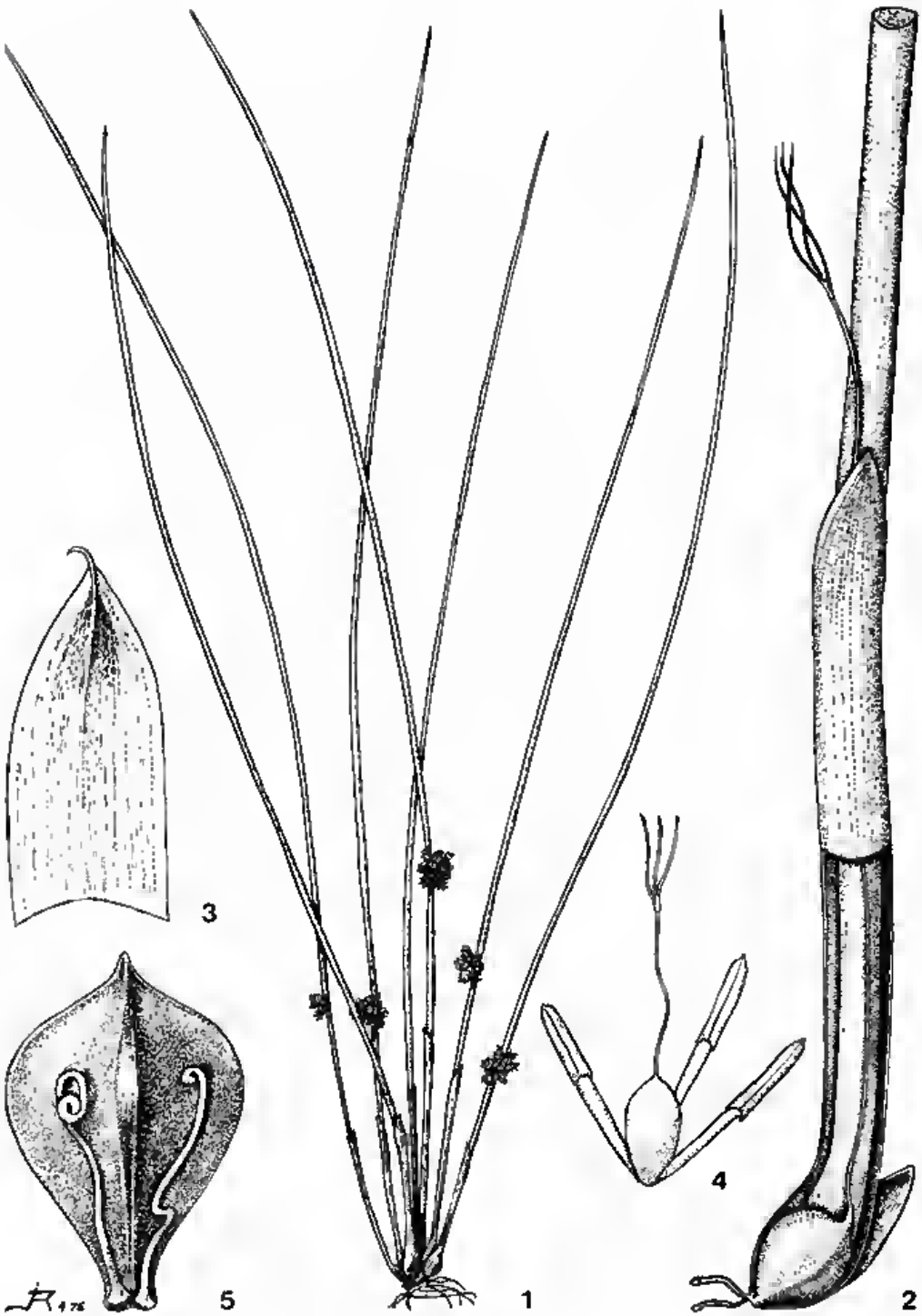
— *Scirpus articulatus* L., Sp. Pl., ed. 1, **1** : 47 (1753).
— *Isolepis articulata* (L.) NEES, *in* WIGHT, Contr. Bot. Ind. : 108 (1834).
— *Scirpus fistulosus* FORSSK., Fl. Æg.-Ar. : 14 (1775) (type : *Forsskal s.n.*, Égypte, C!; photo, P!).
— *Isolepis fistulosa* (FORSSK.) DEL., Fl. Égypte : 50 (1812).
— *Scirpus articulatus* var. *major* BÖCK., Linnæa **36** : 702 (1870).
— *Scirpus rehmannianus* BÖCK. ex C. B. CL., *in* DUR. & SCHINZ, Consp. Fl. Afr. **5** : 629 (1894), *nom. nud.*

TYPE : *herb. Linné 71.4* (holo-, LINN!; photo, P!)[1].

Paléotropicale largement mais sporadiquement distribuée dans les régions sèches : Afrique sahélienne, du Sénégal au Kenya et à l'Afrique du Sud, Madagascar (Marovoay), Ceylan, Inde, Australie.

1. Préférable au type indiqué par CUFODONTIS (**19**) : '*Rheede*', qui n'est qu'une illustration et non, comme l'holotype de LINNÉ, un spécimen.

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — **Schœnoplectus hooperiæ** J. Rayn. : **1**, vue générale × 1/3; **2**, base de tige avec gaine foliaire en coupe partielle montrant une fleur ♀ basicaule × 2; **3**, glume × 15; **4**, fleur ♀ normale × 15; **5**, akène aérien × 40 (*1, 3-5* d'après *Greenway & Kanuri 14441*, type; *2* d'après *Burtt 3692*). Dessin de J. Raynal.

Source : MNHN, Paris

Amphicarpie assez rare, signalée et illustrée en 1971 par HAINES (**21**).

Cette espèce est demeurée confondue par la plupart des auteurs avec *S. prælongatus* (voir ci-dessous) et même avec *S. senegalensis;* CLARKE (**17**) avouait bien distinguer deux taxons en Afrique, mais prétendait que la situation ne pouvait, en Inde, être clarifiée; encore récemment KERN (**29**) est d'avis que ces trois espèces n'en font qu'une. La raison d'une situation plus claire en Afrique est l'absence dans ce continent de *S. prælongatus*, à certains égards intermédiaire entre *S. articulatus* et *S. senegalensis*; mais les trois espèces sont, à mon avis, bien clairement définies et méritent leur statut.

Biologiquement, il est intéressant de constater que l'aire de *S. articulatus* recouvre à la fois celle, occidentale, de *S. senegalensis* (Afr. trop.-Inde), et celle, orientale, de *S. prælongatus* (Inde-Indonésie-Australie), ces deux dernières espèces n'étant sympatriques qu'en Inde.

BEETLE (**3**) et RAYMOND (**38**) considèrent cette espèce comme vivace. Il se peut que, dans des conditions d'humidité particulièrement permanente, des touffes de *S. articulatus* puissent vivre plusieurs saisons; cependant, bien qu'il s'agisse d'une plante cespiteuse relativement puissante, sa morphologie et son écologie (dépressions argileuses temporairement inondables fortement desséchées chaque année) font qu'elle se comporte certainement en annuelle dans la grande majorité des cas.

Des spécimens de *S. articulatus* provenant d'Afrique tropicale méridionale (Rhodésie, Afr. Sud) offrent un aspect assez particulier : glumes concolores pâles, plus aiguës, s'étalant à maturité comme chez *S. roylei*. Ils correspondent à *Scirpus rehmannianus* Böck. (*nom. nud.*). La distinction de ces populations ne m'a toutefois pas paru suffisamment nette pour autoriser la définition d'un taxon autonome; certains des caractères observés peuvent être dus à des conditions stationnelles particulières.

Généralement, les akènes de *S. articulatus* sont tout à fait dépourvus de soies hypogynes. Toutefois on peut en rencontrer d'assez bien développées dans certains échantillons (plusieurs spécimens africains), qui ne diffèrent pas autrement du type spécifique et confirment bien la faible importance de ce caractère dans ce groupe. Phylétiquement des espèces comme *Scirpus smithii*, *S. supinus*, *S. articulatus* se situent juste sur la limite entre les espèces constamment pourvues ou dépourvues de soies; il est normal que le caractère y soit fluctuant sans pour autant définir des entités spécifiques formelles.

13. **Schœnoplectus prælongatus** (Poir.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus prælongatus* POIR., Enc. Méth., Bot. **6** : 764 (1804).
— *Isolepis prælongata* (POIR.) NEES, *in* WIGHT, Contr. Bot. Ind. : 108 (1834) ('*prolongata*').
— *Scirpus incurvatus* ROXB., Fl. Ind. **1** : 217 (1820) (type : *Roxburgh s.n.*, BM!).
— *Eleocharis incurvata* (ROXB.) SCHULTES, Mant. **2** : 92 (1824).
— *Holoschœnus incurvatus* (ROXB.) DIETR., Sp. Pl. **2** : 165 (1833).
— *Isolepis incurvata* (ROXB.) NEES. *in* WIGHT, Contr. Bot. Ind. : 108 (1834).
— *Scirpus subarticulatus* ROXB., Fl. Ind. **1** : 215 (1820) (type : *Roxburgh s.n.*, BM!).
— *Holoschœnus subarticulatus* (ROXB.) DIETR., *l.c.* : 166 (1833).

Source : MNHN, Paris

— *Carex glomerata* BLANCO, Fl. Filip., ed. 2 : 24 (1845), *non* THUNB. 1794 (type : *Blanco*, Philippines).
— *Scirpus articulatus* auct. mult. *non* L. : C. B. CLARKE, Fl. Br. Ind. 6 : 656 (1893), *p.p.*; KERN, Fl. Males. 7 (3) : 513 (1974), *p.p.*

TYPE : *Du Petit-Thouars*, Inde (holo-, iso-, P!).

Asie tropicale, du Pakistan au Viêt Nam, Philippines, Australie.

Amphicarpie non encore signalée, moyennement fréquente.

Espèce ressemblant beaucoup à *S. articulatus* quoique généralement moins vigoureuse, et confondue avec elle par son auteur lui-même peu après sa description originale (POIRET, Enc. Méth., Bot., Suppl. **5** : 91, 1817); les akènes à surface ridée-ondulée, et non lisse et brillante, suffisent pourtant à l'individualiser de façon satisfaisante.

14. **Schœnoplectus senegalensis** (Hochst. ex Steud.) Palla ex J. Rayn., *in* P. de Fabrègues & J.-P. Lebrun, Cat. Pl. Vasc. Niger : 344 (1976).

— *Isolepis senegalensis* HOCHST. ex STEUD., Syn. Pl. Gl. **2** : 96 (1855), *non Scirpus senegalensis* LAM. 1791.
?— *Scirpus articulatus* var. *tenuis* ROTH, Sp. Nov. : 26 (1821) (type : *Heyne*, Inde) [1].
— *Isolepis simillima* STEUD., *l.c.* : 95 (1855), **syn. nov.** (type : *Lémtan s.n.*, Égypte, P!).
— *Scirpus articulatus* var. *stramineus* ENGL., Abh. Kön. Ak. Wiss. Berlin **1891** (2) : 148 (1892) (type : *Schimper 1123*, Ethiopie, iso-, K!).
— *S. jacobi* C.E.C. FISCHER, Bull. Misc. Inf. **1931** : 103 (1931) (type : *Heyne in Wallich 3458*, K! BM!).
— *Schœnoplectus jacobi* (FISCHER) LYE, Bot. Notis. **124** : 290 (1971).
— *Scirpus articulatus* auct. *non* L. : C. B. CL., Fl. Trop. Afr. **8** : 453 (1902), *p.p.*; Fl. Cap. **7** : 228 (1898).
— *S. prælongatus* auct. *non* POIR. : HUTCH., Fl. W. Trop. Afr., ed. 1, **2** (2) : 466 (1936); CHERM., Arch. Bot. Caen **4**, mem. 7 : 25 (1931); BERH., Fl. Sén., ed. 2 : 361 (1967); HAINES, Mitt. Bot. Staatss. München **10** : 537 (1971).

TYPE : *Schimper 1194*, Éthiopie (holo-, P!; iso-, K! BM!).

Afrique tropicale, de la Mauritanie à l'Afrique du Sud, descendant la vallée du Nil jusqu'à la Basse-Égypte; Inde.

Amphicarpie signalée par HAINES en 1971 (**21**) sous le nom alors encore très utilisé de *S. prælongatus*.

C'est, de loin, l'espèce du groupe la plus courante en Afrique, occupant une aire continue et large alors que les localités de *S. articulatus*, beaucoup moins nombreuses, se situent sur une aire périphérique plus étroite et plus sèche. Le même phénomène semble se présenter en Asie où *S. prælongatus* est représenté par des récoltes nettement plus nombreuses que *S. articulatus*. Malgré cela, *S. articulatus* est seul présent à Madagascar, en une seule localité il est vrai (introduction?).

A remarquer la synonymie nouvelle d'*Isolepis simillima* Steud., consécutive à la redécouverte d'un holotype longtemps conservé à Caen. Elle a pour conséquence la caducité du nom *Scirpus jacobi* Fischer, même si

1. Je n'ai pas vu l'holotype de ce taxon, mais les seuls matériaux de ce groupe d'espèces récoltés par HEYNE et révisés (K! BM!) sont des *S. senegalensis*.

Source : MNHN, Paris

l'on n'accepte pas le genre *Schœnoplectus :* l'épithète *simillimus* est en effet prioritaire et disponible dans *Scirpus*.

CLARKE (**17**) faisait d'*I. simillima* un synonyme de *Scirpus supinus*.

15. **Schœnoplectus roylei** (Nees) Ovczinn. & Czukav., Fl. Tadjikist. **2** : 40 (1963); Lye, Bot. Notis. **124** : 290 (1971).

— *Isolepis roylei* NEES, *in* WIGHT, Contr. Bot. Ind. : 107 (1834).
— *Scirpus roylei* (NEES) PARKER, *in* DUTHIE, Fl. Upp. Gang. Pl. **3** : 361 (1929); BEETLE, Am. Journ. Bot. **29** : 655 (1942).
— *Isolepis lupulina* NEES, *in* WIGHT, Contr. Bot. Ind. : 107 (1834) (type : *Royle 31*).
— *Scirpus lupulinus* (NEES) ROSHEV., Fl. U.R.S.S. **3** : 53 (1935), *non* SPRENG. 1807.
— *Schœnoplectus lupulinus* (NEES) KRECZ., Fl. Uzbekist. **1** : 330 (1941).
— *Scirpus quinquefarius* BUCH.-HAM. ex BÖCK., Linnæa **36** : 701 (1870) (type : *Wallich 3465*, K!, BM!).
— *Scirpus melanospermus* var. *major* REGEL, Act. Hort. Petrop. **7** : 558 (1880) (type : *Fedtschenko s.n.*, Turkestan, iso-, P!).

TYPE : *Royle 48*, Inde.

Afrique tropicale sèche, de la Mauritanie au Kenya et à la Rhodésie; Asie centrale tropicale et subtropicale, du Turkestan à l'Inde.

Amphicarpie fréquente, pas encore signalée.

Espèce proche, parfois récoltée en mélange avec *S. senegalensis*, pourtant reconnue comme distincte depuis longtemps, sans doute à cause de l'aspect assez frappant des inflorescences mûres aux glumes étalées à angle droit. Chez *S. roylei* le cloisonnement de la tige et de la bractée principale est parfois peu évident, et n'apparaît que par frottement de l'échantillon sur une surface dure.

16. **Schœnoplectus vohemarensis** (Cherm.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus vohemarensis* CHERM., Bull. Soc. Bot. Fr. **68** : 423 (1921).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 2568*, Madagascar, P!

Madagascar.

Amphicarpie dans tout le matériel connu, pas encore signalée.

Quoique affine de *S. roylei* cette espèce en reste très distincte par son style brièvement bifide et son akène orné de rides moins nombreuses très prononcées. Les cloisonnements de la tige et de la bractée sont très peu distincts.

Alors que le groupe des *Supini* à tige cloisonnée par ailleurs est très mal représenté à Madagascar (*S. articulatus*, en une seule localité) il est remarquable de constater qu'il y a différencié une espèce endémique.

Source : MNHN, Paris

17. **Schœnoplectus oxyjulos** (S. Hooper) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus oxyjulos* S. Hooper, Kew Bull. **26** (3) : 581 (1972).
— *S. erectus* auct. *non* Poir. : Cherm., Arch. Bot. Caen **4**, mém. 7 : 26 (1931), *p p., quoad specim. Tisserant.*

Type : *Morton & Gledhill SL 27*, Sierra Leone, K!

Afrique occidentale et centrale, de la Guinée au Sudan. Espèce localisée aux mares temporaires sur dalles rocheuses ou cuirasse latéritique.

Amphicarpie signalée comme fréquente par S. Hooper en 1972 (**23**).

Il est regrettable que Chermezon (**13**) ait confondu le premier échantillon connu de cette remarquable espèce avec *Scirpus erectus* Poir., alors que dans la même page il mettait un terme à la confusion entre cette espèce et *Scirpus juncoides* Roxb., confusion tenace répandue surtout par Clarke et dont il reste des traces encore aujourd'hui.

Sch. oxyjulos est une espèce taxonomiquement assez isolée en raison de plusieurs caractères bien originaux de son inflorescence et de son akène « podocarpe ». Il est curieux de constater le mimétisme existant de ce point de vue entre trois Cypéracées fréquentant le même milieu de mares sur cuirasse : *Sch. oxyjulos*, *Cyperus podocarpus* Böck. et *C. lateriticus* J. Rayn. Une telle ressemblance suggère une cause biologique commune, mais quelle est-elle?

18. **Schœnoplectus lævis** (S. T. Blake) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus lævis* Blake, Proc. Roy. Soc. Queensl. **51** (11) : 177 (1940).

Type : *Blake 13483*, Queensland (holo-, BRI; iso-, K!).

Australie.

Amphicarpie signalée lors de la description en 1940 (Blake, **2**).

Espèce également assez isolée taxonomiquement, comme *Sch. oxyjulos* ou comme l'autre endémique australienne du groupe, *Sch. dissachanthus*, avec laquelle elle n'a toutefois que très peu en commun. Il est difficile de raccorder ces taxons aux autres groupes; sans doute résultent-ils d'une évolution ancienne à l'écart des autres espèces, pour des raisons géographiques (espèces australiennes) ou écologiques (*S. oxyjulos*).

19. **Schœnoplectus reductus** (Cherm.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus reductus* Cherm., Bull. Soc. Bot. Fr. **68** : 423 (1921).

Type : *Perrier de la Bâthie 7021*, Madagascar, P!

Madagascar.

Un spécimen du Pakistan (*Beg & Zeller s.n.*, K!) diffère très peu de *S. reductus*. Le matériel (un seul individu) est toutefois trop pauvre, et la variabilité même de l'espèce trop mal connue, pour qu'on puisse aujourd'hui se prononcer sur l'identité exacte de cette plante, dont la localité pose de toute façon un problème biogéographique (introduction ?).

Source : MNHN, Paris

20. **Schœnoplectus aberrans** (Cherm.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus aberrans* CHERM., Bull. Soc. Bot. Fr. **68** : 423 (1921).

LECTOTYPE : *Perrier de la Bâthie 2692*, Madagascar, P!; syntype : *Perrier de la Bâthie 2687*, P!

Madagascar.

Je désigne comme lectotype le spécimen *Perrier 2692*, matériel meilleur et plus abondant que *Perrier 2687*.

21. **Schœnoplectus perrieri** (Cherm.) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Scirpus perrieri* CHERM., Arch. Bot. Caen 3 (12) : 194 (1929).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 17327*, Madagascar, P!

Madagascar.

Les trois dernières espèces, toutes rares endémiques malgaches, méritent un commentaire commun; quoique différant très nettement les unes des autres, elles constituent un groupe à part, isolé non seulement géographiquement, mais par un faisceau de caractères qui en font l'élément le plus spécialisé de toute la section *Supini;* ces espèces ont en commun : un nombre de stigmates réduit à deux, ceci même dans les fleurs basales (alors que dans le reste de la section les fleurs basales ont 3 stigmates); une tige portant constamment un épillet aérien unique et plusieurs fleurs basicaules, le tout constituant en fait un seul épillet sans pièces stériles, à discontinuité seulement apparente; cet épillet peut, en outre, se contracter chez *S. perrieri* en devenant totalement basicaule.

C'est pour *S. reductus*, dans la Flore de Madagascar, que CHERMEZON (**14**) a donné la première illustration, d'ailleurs assez sommaire, de la basicarpie chez *Schœnoplectus* (pl. 13, fig. 8).

A propos de ces espèces, il faut admirer les remarquables qualités d'observateur de PERRIER DE LA BÂTHIE, seul récolteur de ces plantes probablement rares et de surcroît aisément négligées pour leur petite taille ou leur apparente stérilité. Il n'est pas exclus que Madagascar recèle d'autres espèces encore inconnues de ce groupe qui semble habiter plutôt l'ouest de la Grande Ile, région encore insuffisamment prospectée.

CONSIDÉRATIONS SUR LA BIOLOGIE, LA BIOGÉOGRAPHIE ET L'ÉVOLUTION DE LA SECT. *SUPINI.*

En guise de conclusion à cette revue des *Schœnoplectus* sect. *Supini*, il faut souligner que beaucoup d'entre eux sont connus par un nombre de récoltes faibles, eu égard à l'étendue de leur aire de répartition; ne font guère exception que *Sch. senegalensis* et *Sch. prælongatus*. Cela ne résulte probablement pas seulement de récoltes insuffisantes, mais traduit sans

Source : MNHN, Paris

doute la dissémination sporadique de populations peu abondantes, d'étendue limitée et peut-être instables; le fait a été souligné en Amérique du Nord par SCHUYLER (**42**); l'aire disjointe de *Sch. supinus* en Europe en est un autre exemple. Il faut sans doute voir dans cette caractéristique générale de la section un phénomène lié à l'écologie de plantes colonisant des milieux temporairement inondables à végétation ouverte, grèves de cours d'eau, de lacs, mares temporaires, biotopes tous susceptibles de fluctuations et de transformations rapides.

Dans cette catégorie de biotopes où la survie d'espèces annuelles est problématique, l'amphicarpie est très vraisemblablement un atout favorable. Il serait très souhaitable que des études de terrain et de laboratoire précises nous apprennent si l'amphicarpie, productrice de fruits différant topographiquement et morphologiquement, ne s'accompagne pas de différences physiologiques dans la dormance et la longévité des deux sortes de fruits.

Telle qu'elle est conçue ici, la sect. *Supini* compte donc 21 espèces, dont 16 existent en Afrique et à Madagascar. Onze espèces sont endémiques de cette région du monde, qui a sans doute constitué un important centre de diversification de la section, même si la souche de cette dernière a une origine plus orientale. Par contre, l'Amérique joue dans la biogéographie de ce groupe un rôle très modeste, et sans doute récent ; sans quoi la section ne serait pas pratiquement absente de toute la partie tropicale du continent. La diversification des populations, actuellement en cours en Amérique du Nord, montre peut-être une spéciation embryonnaire, mais à mon avis pas encore réalisée; même l'espèce *S. saximontanus*, qui s'est, en Amérique, différenciée de *S. lateriflorus* paléotropical, reste très proche de ce dernier et pourrait sans doute être considérée comme sous-espèce vicariante.

Taxonomiquement, nous avons affaire à quelques groupes d'espèces restés assez homogènes ; n'est-il pas surprenant de constater que des 21 espèces de la section, 9 ont un jour ou l'autre été confondues sous le nom linnéen de *S. supinus*, et 3 sous l'autre nom linnéen de *S. articulatus*? Pour constantes qu'elles soient les différences spécifiques ne sont donc pas toujours évidentes; la section est sans doute le produit d'une évolution récente, fait en plein accord avec sa situation phylogénique ; tout semble montrer que, du genre *Schœnoplectus*, déjà assez évolué au moins pour certains critères (VAN DER VEKEN, **49**), la sect. *Supini*, constituée d'annuelles sans soies hypogynes, ayant acquis l'amphicarpie, est la fraction la plus évoluée. Ce groupe se trouve, par rapport à l'ensemble de la famille et plus particulièrement des *Cyperoideæ*, dans la même situation de pointe que *Pycreus*, *Kyllinga*, *Lipocarpha*, *Mariscus* sect. *Bulbocaules*, *Bulbostylis*. Le fait que tous ces groupes aient leur centre de diversification principal dans les régions de savanes d'Afrique orientale, et soient tous des groupes spécialisés et récents, n'est pas, à mon avis, une coïncidence fortuite, et s'oppose assez nettement à la concentration dans d'autres régions du monde (Amérique méridionale, Afrique du Sud, Indo-Malaisie, Australie) de groupes beaucoup moins évolués.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

1. ARBER, A. — Monocotyledons. A morphological study, 258 p. (1925).
2. BEETLE, A. A. — Studies in the genus *Scirpus* L. 1. Delimitation of the subgenera *Euscirpus* and *Aphylloides*, Amer. Journ. Bot. **27** : 63-64 (1940).
3. — Studies in the genus *Scirpus* L. V. Notes on the section *Actæogeton* Reich., Amer. Journ. Bot. **29** : 653-656 (1942).
4. BERHAUT, J. — Flore du Sénégal, ed. 2, 485 p. (1967).
5. BLAKE, S. T. — Notes on Australian *Cyperaceæ*, IV, Proc. Roy. Soc. Queensl. **51** (11) : 177-182 (1940).
6. — A new species of *Scirpus* (*Cyperaceæ*), The Victorian Nat. **63** : 116-120 (1946).
7. — The identification and distribution of some *Cyperaceæ* and *Gramineæ* chiefly from Australia, Proc. Roy. Soc. Queensl. **62** (10) : 83-100 (1952).
8. — Studies in *Cyperaceæ*, Contr. Queensl. Herb. **8**, 48 p. (1969).
9. BOISSIER, E. — Flora Orientalis **5**, 868 p. (1884).
10. CAMUS, E. G. — *Cyperaceæ*, *in* LECOMTE, H., Flore générale de l'Indochine **7** (2) : 97-192 (1912).
11. CHERMEZON, H. — Scirpées nouvelles de Madagascar, Bull. Soc. Bot. Fr. **68** : 417-426 (1921).
12. — Sur quelques *Scirpus* à épillets basicaules, Arch. Bot. Caen **3** (12) : 193-197 (1929).
13. — Les Cypéracées du Haut-Oubangui, Arch. Bot. Caen **4**, mem. 7, 56 p. (1931).
14. — Cypéracées, *in* HUMBERT, H., Flore de Madagascar **29**, 335 p. (1937).
15. CLARKE, C. B. — *Cyperaceæ*, *in* HOOKER, J. D., Flora of British India **6** : 585-748 (1893-94).
16. — *Cyperaceæ*, *in* THISELTON-DYER, W. T., Flora Capensis **7** : 149-310 (1897-98).
17. — *Cyperaceæ*, *in* THISELTON-DYER, W. T., Flora of Tropical Africa **8** : 266-524 (1901-02).
18. — New genera and species of *Cyperaceæ*, Bull. Misc. Inf., Add. ser. **8**, 196 p. (1908).
19. CUFODONTIS, G. — Enumeratio plantarum Æthiopiæ spermatophyta (seq.), Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. **40** (3), suppl. : 1387-1482 (1970).
20. GRAY, A. — Subradical solitary flowers in *Scirpus*, Am. Journ. Sci. **12** : 467 (1876).
21. HAINES, R. W. — Amphicarpy in East African *Cyperaceæ*, Mitt. Bot. Staatss. München **10** : 534-538 (1971).
22. HOOPER, S. S. — New taxa, names and combinations in *Cyperaceæ* for the 'Flora of West Tropical Africa', Kew Bull. **26** (3) : 577-583 (1972).
23. HOOPER, S. & NAPPER, D. — *Cyperaceæ*, *in* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, M. D., Flora of West Tropical Africa, ed. 2, 3 (2) : 278-349 (1972).
24. HUTCHINSON, J. — *Cyperaceæ*, *in* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, M. D., Flora of West Tropical Africa, ed. 1, **2** (2) : 464-495 (1936).
25. HYLANDER, N. — Uber Geokarpie, Bot. Notis. **1946** (4) : 432-470 (1946).
26. JACKSON, B. D. — On the occurrence of single florets on the rootstock of *Catananche lutea*, Journ. Linn. Soc., Bot. **19** : 288-289 (1882).
27. KERN, J. H. — Floræ Malesianæ Præcursores XIII. Notes on Malaysian and some S.E. Asian *Cyperaceæ* IV, Reinwardtia **4** (1) : 89-97 (1956).
28. — Floræ Malesianæ Precursores XIX. Notes on Malaysian and some S.E. Asian *Cyperaceæ* VI, Blumea, Suppl. **4** : 163-169 (1958).
29. — *Cyperaceæ*, Flora Malesiana, ser. 1, **7** (3) : 435-753 (1974).
30. KOYAMA, T. — Taxonomic study of the genus *Scirpus* Linné, Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo, Bot. 7 (4-6) : 271-366 (1958).
31. — The genus *Scirpus* Linn. Some North American aphylloid species, Canad. Journ. Bot. **40** : 913-937 (1962).
32. LYE, K. A. — Studies in African *Cyperaceæ* III. A new species of *Schœnoplectus* and some new combinations, Bot. Notis. **124** : 287-291 (1971).
33. NEES VON ESENBECK, C. G. — Cyperaceæ Indicæ, *in* WIGHT, R., Contributions to the botany of India : 69-129 (1834).
34. OTENG-YEBOAH, A. A. — Taxonomic studies in *Cyperaceæ-Cyperoideæ*, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **33** (2) : 311-316 (1974).

Source : MNHN, Paris

35. PALLA, E. — Zur Kenntnis der Gattung '*Scirpus*', Bot. Jahrb. **10** : 293-301 (1889).
36. — Cyperaceæ sino-coreaneæ & japonicæ a R.P. Faurie in Japonica et Corea et a P. Chanet in China collectæ, Monde des Pl. **12** (66) : 39-40 (1910).
37. PEDERSEN, T. M. — New species of *Hydrocleis*, *Scirpus* and *Stellaria*, Bot. Tidsskr. **57** : 38-46 (1961).
38. RAYMOND, M. — Some new or critical *Scirpus* from Indo-China, Nat. Canad. **84** : 111-149 (1957).
39. RAYNAL, J. — Quelques notes morphologiques sur les Cypéracées, Mitt. Bot. Staatss. München **10** : 589-603 (1971).
40. — Notes cypérologiques : 25. Le genre *Schœnoplectus*. 1. Sur quelques espèces sud-africaines, Adansonia, ser. 2, **15** (4) : 537-542 (1976).
41. SCHINZ, H. — Beiträge zur Kenntnis der Flora von Deutsch-Südwest-Afrika und der angrenzenden Gebiete, Verh. Bot. Ver. Brandenb. **29** : 44-64 (1888).
42. SCHUYLER, A. E. — Three new species of *Scirpus* (*Cyperaceæ*) in the Southern United States, Not. Nat. Philad. **423** : 1-12 (1969).
43. — A new ribbon-leaved aquatic bulrush in Madagascar (*Cyperaceæ: Scirpus*), Brittonia **22** (2) : 151-153 (1970).
44. — Two new species of *Scirpus* (*Cyperaceæ*) in Southern Africa, Not. Nat. Philad. **438** : 1-6 (1971).
45. — Scanning electron microscopy of achene epidermis in species of *Scirpus* (*Cyperaceæ*) and related genera, Proc. Ac. Nat. Sc. Philad. **123** (2) : 29-52 (1971).
46. — Chromosome numbers of *Scirpus purshianus* and *S. smithii*, Rhodora **74** : 398-402 (1972).
47. TÄCKHOLM, C. & DRAR, M. — Flora of Egypt **2**, 547 p. (1950).
48. VAHL, M. — Enumeratio plantarum **2**, 423 p. (1805).
49. VAN DER VEKEN, P. — Contribution à l'embryographie systématique des *Cyperaceæ-Cyperoideæ*, Bull. Jard. Bot. Et. Brux. **35** (3) : 285-354 (1965).
50. ZOHARY, M. — Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. 1. Die antitelechorischen Erscheinungen, Beih. Bot. Zentralbl. **56** A : 1-155 (1937).

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 157-162, 1976.

UNE NOUVELLE ESPÈCE DU GENRE *JULBERNARDIA* PELLEGR. (CÉSALPINIACÉES) EN AFRIQUE OCCIDENTALE

par J.-F. VILLIERS

RÉSUMÉ : Une nouvelle espèce de *Julbernardia* est décrite. Une clé de détermination des espèces du massif forestier camerouno-gabonais est établie.

SUMMARY: A new species of *Julbernardia* is described. A key to determination to species from Cameroun and Gabon is established.

***

Au cours de prospections floristiques dans la région de Bipindi-Lolodorf (Cameroun), nous avons trouvé, grâce aux indications de R. LETOUZEY, un arbre en fleurs et en fruits qui semble être une nouvelle espèce appartenant au genre *Julbernardia* Pellegr.

Ce genre créé par PELLEGRIN en 1943, pour des plantes récoltées au Gabon (*J. hochreuteneri* Pelleg., espèce type), groupait 8 espèces : 5 angolo-zambésiennes et 3 guinéennes. Il fut ensuite scindé en deux par DUVIGNEAUD (1950), suivi par L. HAUMAN (1952) : le genre *Julbernardia s.s.* étant limité aux espèces guinéennes et le genre *Pseudoberlinia* Duvign. rassemblant les trois espèces zambésiennes. Le point de vue de ces deux auteurs ne semble pas être adopté par tous. En effet, ROCHA DA TORRE & HILLCOAT, dans le « Conspectus Floræ angolensis » (1956), reprennent la conception de TROUPIN en ce qui concerne l'espèce *paniculata* qu'ils replacent dans le genre *Julbernardia*. LÉONARD (1957), étudiant les plantules des différentes espèces de *Julbernardia s.s.*, de *Pseudoberlinia* et de *Paraberlinia* Pellegr. admet que ces trois genres doivent être confondus en un seul : *Julbernardia*. WHITE, dans « Flora of Northern Rhodesia » (1962), considère que les deux espèces *paniculata* et *globiflora* appartiennent au genre *Julbernardia* comme l'avait établi TROUPIN en 1950. HUTCHINSON, dans « Genera of Flowering Plants » (1964), met en synonymie les trois genres cités précédemment et ne conserve que *Julbernardia*. AUBRÉVILLE (1968, 1970) maintient le genre monotypique *Paraberlinia* d'après les caractères des pétales.

Le genre *Julbernardia*, pris dans son sens large, comprend 9 espèces en majorité australes ou orientales, caractéristiques des forêts claires et des savanes.

Source : MNHN, Paris

Julbernardia letouzeyi J.-F. Villiers, *sp. nov.*

Arbor 3-10 m. Folia foliolis oppositis 1-jugis. Rhachis cum petiolo 1 cm longo. Foliola breviter petiolata, glabra, oblongo-obovata, acuminata obtusa, dissymmetrica, basi attenuata hujus parte externa rotundata, hujus interna acuta. Flores rosei in paniculis terminalibus pubescentibus. Pedicelli 1 cm longi, pubescentes. Bracteolæ persistentes. Sepala 5 libera, ciliata. Petala 5 libera, 4 filiformia, 1 majus, oblanceolatum, unguiculatum, apice attenuatum. Stamina 10, 9 connata, 1 liberum. Ovarium stipitatum pubescens. Fructus glaber, tenuis, sutura supera breviter alata, sine nervo medio longitudinale, seminibustribus.

TYPE : *J.-F. Villiers 1058*, colline de Nkoltsia, 3°10′30″ N et 10°16′30″ E, 23 km NW de Bipindi (holo-, P!; iso-, P!, YA!).

Petit arbre d'une hauteur de 3 à 10 m, bas branchu. Tronc droit atteignant un diamètre de 80 cm, à base faiblement lobée (parfois petits contreforts à 45°). Rhytidome blanchâtre ou jaunâtre, fissuré longitudinalement. Tranche de l'écorce vieux rose, brunissant à l'air, épaisse de 1 cm environ. Extrémité des jeunes rameaux couverte d'une pubescence courte, dense, rousse, appressée. Rameaux âgés grisâtres, courtement fendillés longitudinalement, montrant des lenticelles brunes. Houppier peu dense. Feuilles composées unijuguées, alternes, stipulées. Stipule caduque, foliacée, asymétrique, long de 5-9 mm, elliptique, à bord finement pubescent, côté adaxial de la base atténué à cunéiforme, côté abaxial fortement arrondi à faiblement cordé, sommet obtus à faiblement aigu. Pétiole long de 0,6-1 cm, canaliculé dessus et ridé longitudinalement, faiblement et courtement pubescent roux dessous, à base conique ridée transversalement, courtement pubescente, à sommet élargi se terminant à la face inférieure par un mucron globuleux, pubescent à la base, entre les pétiolules. Pétiolule long de 0-1 mm, aplati transversalement, plus ou moins tordu, ridé sur le côté externe et strié transversalement, parfois pubescent roux sur le côté interne de la face supérieure, ridé et plus ou moins pubescent à glabre à la face inférieure. Limbe asymétrique, vert plus ou moins luisant sur les deux faces à l'état frais, et marron terne sur les deux faces à l'état sec, coriace, glabre, parfois criblé de points translucides, plus ou moins falciforme, elliptique, 6,5-13 × 2,3-5 cm, à base atténuée à la face interne et arrondie à la face externe, à sommet obtus ou acuminé-obtus. Nervation saillante sur les deux faces. Nervure médiane arquée, rapprochée du bord interne du limbe, sillonnée à la face supérieure, et ridée longitudinalement, éparsement pubescente à glabre à la face inférieure, aplatie à la base, devenant triangulaire en section vers le sommet. Nervures secondaires, environ 12 paires, ascendantes, peu arquées, s'anastomosant à 1,5-3 mm du bord du limbe. Nervilles en réseau dense à mailles carrées ou polygonales.

Inflorescence en panicule terminal multiflore. Rachis rosâtre à l'état frais, marron jaunâtre à l'état sec, pubescent à poils appressés, fortement anguleux. Pédicelle pubescent, rose à l'état frais, long de 1-1,3 cm, marqué de 2 côtes longitudinales. Bouton floral entouré par les bractéoles, à préfloraison imbriquée, à étamines repliées. Bractéoles épaisses et coriaces, roses extérieurement à l'état frais, marron jaunâtre sur les deux faces à l'état sec, densément pubescentes, soyeuses sur les deux faces, sauf à la

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **Julbernardia letouzeyi** J.-F. Villiers : **1**, feuilles et inflorescences × 0,5; **2**, stipule × 4; **3**, coupe trans. schématique du pétiole × 11; **4**, pétiolule et base du limbe face sup. × 7,5; **5**, sommet du pétiole et base des limbes face inf. × 6; **6**, détail axe inflorescentiel × 3; **7**, **8**, coupe transversale schématique de l'axe inflorescentiel × 9 (1, 6-8, *J.-F. Villiers 1058*; 2-5, *J.-F. Villiers 791*).

Source : MNHN, Paris

base de la face interne, valvaires, largement elliptiques, 1,2 × 1 cm, à base très fortement cordée, bords latéraux épaissis, formant dans le bouton floral une carène latérale méridienne, carène dorsale médiane saillante, sommet obtus. Fleur épanouie pentamère, zygomorphe, blanche, entourée par les bractéoles persistantes plus ou moins réfléchies. Sépales 5, imbriqués, dressés, rougeâtres, elliptiques, asymétriques : 2 dorsaux 7,5-9 × 4 mm, 3 latéraux et ventraux 7-9 × 2 mm, bords latéraux repliés, ondulés et densément ciliolés, base de la face externe rarement faiblement pubescente. Pétales glabres, blancs, libres entre eux, 4 linéaires ou très étroitement lancéolés, longs de 2,5-3,5 mm, à sommet aigu, et 1 grand dressé ou largement réfléchi, largement elliptique oblancéolé, 1,2-1,5 × 0,8 cm, asymétrique et rétréci à la base charnue latéralement, à bords lobés et ondulés, onglet long de 2 mm, charnu, canaliculé à la face interne. Étamines blanches 10 : 9 soudées entre elles, 1 libre, fortement appressée ou faiblement soudée à la base de l'ovaire; filet grêle, courbe, long de 1,4 cm, étroitement rétréci au sommet, anthère à 2 loges ellipsoïdes, 2,25 × 0,75 mm, médifixe, connectif creusé d'une dépression sous le filet. Ovaire densément pubescent, section en T, oblong, 6 × 3,5 mm, à loge très étroite contenant 2-3 ovules anatropes. Style grêle, glabre, long de 12 mm, se terminant par un stigmate en plateau à 3 lobes peu distincts, verruqueux.

Gousse plate déhiscente, rouge vineux à maturité à l'état frais, dressée à l'extrémité des rameaux, glabre, obliquement oblongue, 12 × 4,6 cm, très faiblement ridée transversalement, suture avec méplat faiblement ailé, sommet apiculé, restes de la fleur persistants à la base du fruit. Graines 2-3, oblongues à rectangulaires.

Plantule à feuilles primordiales semblables aux feuilles adultes, opposées, à pétiole plus épais et long de 2 cm. Axe hypocotylé long de 7-10 cm. Axe épicotylé long de 9-11,5 cm.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Letouzey 12716* (= *32165 HNC*) P!, YA!, *12911* (= *32154 HNC*) P!, YA!, colline de Nkoltsia, 18 km NW de Bipindi, près Gouap (stér.); *Villiers J.-F. 753*, P!, *791*, P!, *871*, P!, YA!, *931*, P!, *1058*, P!, YA!, *1105*, P!, YA!, colline de Nkoltsia, 3°10′30″ N et 10°16′30″ E, 23 km NW de Bipindi, fl. avr., fr. juin, plant. nov.

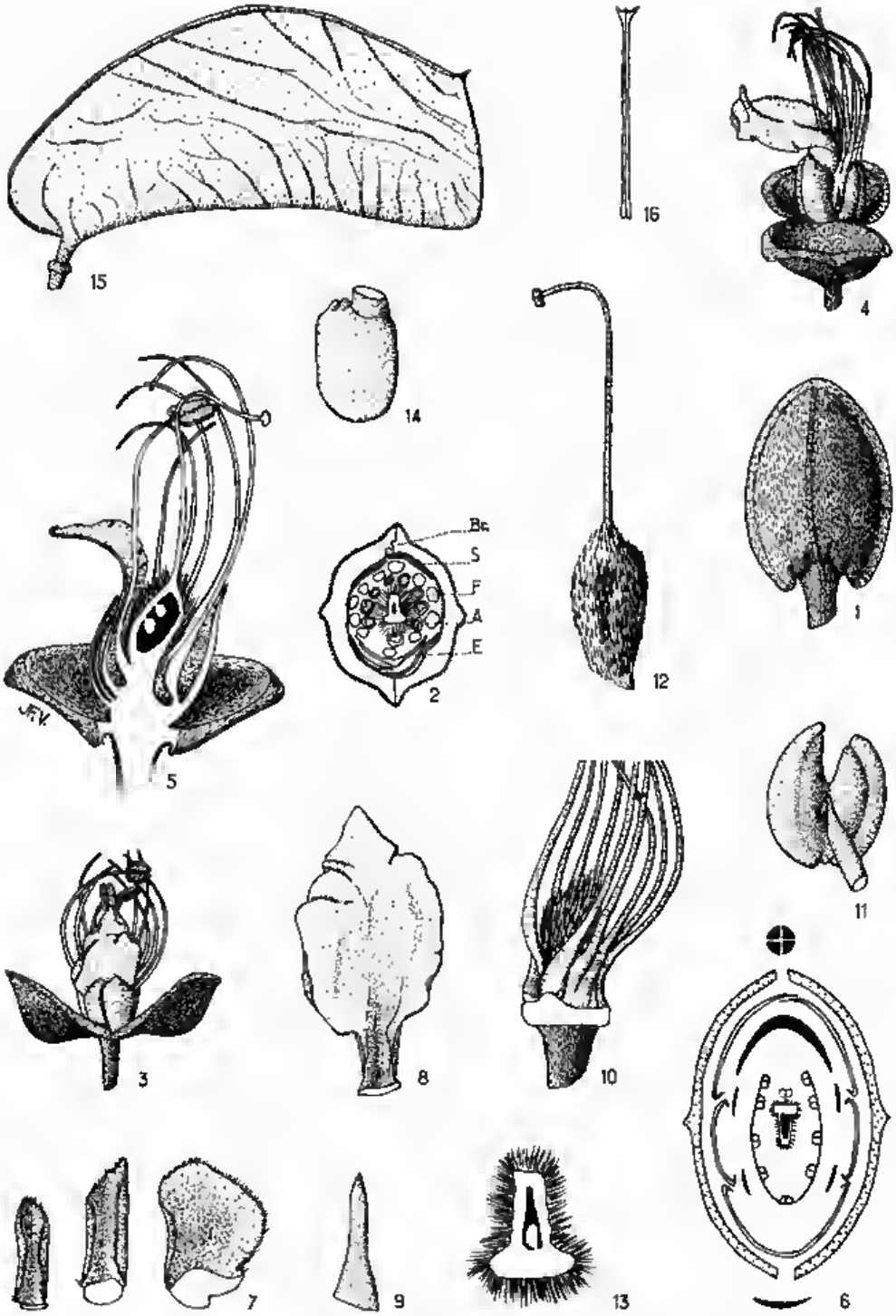
J. letouzeyi croît sur une colline à substrat gréseux. Il y est très abondant et est une espèce caractéristique de la voûte forestière en mélange avec *Syzygium guineense* (Willd.) DC. var. *littorale* Keay, *Cassipourea barteri* (Hook. f.) N.E. Br., *Manilkara obovata* (S. & G. Don) J. H. Hemsley. Il peut devenir localement la seule espèce de la strate arborescente.

J. letouzeyi montre des affinités certaines avec *J. unijugata* Léonard (appareils végétatifs très voisins et fleurs très proches par leurs tailles et leurs structures), mais on peut cependant les distinguer par les caractères suivants :

— les jeunes rameaux sont pubescents chez *J. letouzeyi* et glabres chez *J. unijugata*,

— le mucron terminant le pétiole est effilé et caduc pour l'espèce zambésienne, alors qu'il est globuleux et persistant chez l'espèce guinéenne,

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Julbernardia letouzeyi** J.-F. Villiers : **1,** bouton floral × 2; **2,** coupe transversale du bouton floral × 3 (*Br*, bractéoles; *F*, filet staminal; *A*, anthère; *S*, sépale; *E*, grand pétale); **3,** fleur vue ext. dorsale × 1,1; **4,** fleur vue ext. latérale × 1,4; **5,** coupe long. de la fleur × 2,5; **6,** diagramme floral; **7,** sépales × 2; **8,** grand pétale × 2,3; **9,** pétale filiforme × 6,8; **10,** base étamines × 2,6; **11,** anthère face dorsale × 5,5; **12,** pistil × 2,2; **13,** coupe transversale de l'ovaire × 2,2; **14,** ovule × 8; **15,** fruit × 0,5; **16,** coupe transversale schématique du fruit × 0,5 (1-14, *J.-F. Villiers 1058*; 15-16, *J.-F. Villiers 931*).

Source : MNHN, Paris

— les sépales sont glabres extérieurement chez *J. letouzeyi* et plus ou moins pubescents extérieurement chez *J. unijugata*,

— le fruit est glabre, rouge vineux et plus grand chez l'espèce camerounaise tandis qu'il est tomentelleux fauve chez l'espèce tanzanienne.

Cette espèce nouvelle se distingue des autres espèces du genre par ses feuilles toujours unijuguées.

CLÉ POUR LES ESPÈCES CAMEROUNAISES ET GABONAISES

1. Feuilles unijuguées; limbe 6,5-13 × 2,3-5 cm; rachis pubescent dessous, long de 0,6-1 cm; pédicelles floraux égaux ou supérieurs à 1 cm; méplat de la suture dorsale de la gousse inférieur à 1 cm..... *J. letouzeyi*

1'. Feuilles plurijuguées.

2. 4-6 paires de folioles.

3. Limbe 8-19 × 3-6,5 cm; rachis glabre, long de 12-15 cm; pédicelles floraux supérieurs ou égaux à 1 cm..... *J. hochreuteneri* (Gabon)

3'. Limbe 3-6 × 1,2-2,5 cm; rachis pubescent, long de 7-9 cm; pédicelles floraux longs de 3-5 mm..... *J. brieyi* (du Gabon au Cabinda)

2'. 3 paires de folioles..... *J. seretii* (du Nigeria au Zaïre)

Bibliographie

Aubréville, A. — Fl. Gabon **15** : 289-295, *tab. 63;* 9-16, *tab. 64* (1968).
— Fl. Cameroun 9 : 268-272, *tab. 64* (1970).
Hauman, L. — Fl. Congo et R.U. 3 : 398-408 (1952).
Hutchinson, J. — Genera of Flowering Plants **1** : 273 (1964).
Keay, R. W. J. — *in* Hutchinson & Dalziel, F.W.T.A., ed. 2, **1** (2) : 471 (1958).
Léonard, J. — Mém. Ac. Roy. Belg. **30** (2) : 188-198, *tab. 18* (1957).
Pellegrin, F. — Les Légumineuses du Gabon : 68-70 (1948).
Rocha da Torre & Hillcoat. — *in* Exell & Mendonça, Consp. Fl. Angol. **2** (2) : 211 (1956).
Troupin, G. — Contribution à l'étude systématique de *Berlinia* Soland. et genres voisins (*Cæsalpiniaceæ-Amphersteæ*), Bull. Jard. Bot. Et. Brux. **20** (2) : 285-324 (1950).
White, F. — Forest Flora of Northern Rhodesia : 125 et 128 (1962).

Lab. Bio. et Physio. Végét.,
Université - Yaoundé (Cameroun)
et
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - Paris.

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 9 JUILLET 1976
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61002 ALENÇON

Dépôt légal : 2e trimestre 1976 - 80.894

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris